DIE GESCHLECHTSVERHÄLTNISSE UND DER GESCHLECHTSAPPARAT BEI ANODONTA.

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT VON

HEINRICH WEISENSEE

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

MIT 27 FIGUREN IM TEXT

MARBURG
1915

Angenommen von der philosophischen Fakultät am 18. März 1914,
Berichterstatter: Geh. Reg. Rat Prof. Dr. Korschelt.

Sonderabdruck aus:
»Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie«, Bd. CXV, Heft 2, 1915.

Inhalt.

Seite

Vorwort 1
Material und Methoden 2
Historischer Überblick 3
I. Die Geschlechtsverhältnisse bei *Anodonta* (Einleitung) 11
A. Die Geschlechtsverteilung im Genus *Anodonta* 14
B. Versuch einer theoretischen Verknüpfung der gefundenen Daten 28
C. Folgerungen in Bezug auf die Systematik 35
II. Die Morphologie des Geschlechtsapparates bei *Anodonta* 43
A. Topographie der Geschlechtsorgane 44
B. Anatomie der Geschlechtsorgane 48
a) Die Acini 48
b) Der Ausführungsgang nebst Gonopericardialgang 49
c) Die Geschlechtsöffnung 56
Anhang: Die Histologie des Geschlechtsapparates bei *Anodonta*. 58
Zusammenfassung und Bezugnahme auf die Funktion des Geschlechtsapparates. 67
Verzeichnis der benutzten Literatur 70

Die vorliegende Untersuchung entstand im Zusammenhang mit einer Reihe anderer Arbeiten über die Teichmuschel. Ihre ursprüngliche Aufgabe war, eine Darstellung der Morphologie und Histologie des Geschlechtsapparats, sowie der Bildung der Geschlechtsprodukte zu geben. Bei der Ausführung dieser Untersuchungen ergab sich jedoch manches Neue hinsichtlich der Geschlechtsverhältnisse im allgemeinen, so daß mit deren Feststellung der größte Teil der auf die Arbeit zu ver-

wendenden Zeit zugebracht wurde und dem histologischen Aufbau des Genitalapparates nur geringere Aufmerksamkeit zugewendet werden konnte. Dagegen lag es in der Natur der Sache, daß die Beobachtungen sich auch auf das Gebiet der Systematik erstrecken mußten.

Anmerkung. Da die Fertigstellung des Abschnittes über die Histologie des Geschlechtsapparates sich verzögerte, wird er zu einem späteren Zeitpunkte getrennt erscheinen.

Material und Methoden.

Das Material, an dem die nachfolgenden Untersuchungen vorgenommen wurden, stammt zum größten Teil aus der Umgebung von Marburg. Es wurde entnommen einmal aus der Lahn selbst, zweitens aus zwei von ihr herstammenden Altwassern: der »alten Lahn« bei Ruttershausen und dem »Schützenpfuhl« bei Marburg, und drittens aus zwei Altwassern der Ohm bei Anzefahr und Cölbe. Eine größere Anzahl von Tieren aus dem Mannheimer Floßhafen wurde ebenfalls zur Untersuchung mit herangezogen. Zur makroskopischen Untersuchung wurden die Muscheln zunächst in eine $1^1/_2$ bis 2%ige Lösung von Hydroxylamin-Hydrochlorid gebracht, nachdem die Schalen durch zwischengeschobene Korkstückchen auseinandergezwängt waren. Nach etwa 3—4 Stunden trat dann eine vollkommene Erschlaffung der Tiere ein, der größte Teil der Geschlechtsprodukte war entleert und der Fuß vollkommen ausgestreckt. Die so vorbereiteten Objekte wurden weiterhin behandelt mit einer 5—7%igen Formaldehydlösung und zwar mindestens 2 Tage. Dann waren sie geeignet zur Präparation und zur Herstellung von Rasiermesserschnitten. Die Präparation ist am ganz frischen Tier wegen der außerordentlich leichten Zerreißbarkeit der Acini fast unmöglich. Diese Zerreißbarkeit ist auch der Grund, weshalb die Ausführung von Injektionen in den Genitalapparat sehr schwierig ist. Zudem macht die oft erhebliche Menge der darin enthaltenen Geschlechtsprodukte das Eindringen der Injektionsmasse fast ganz unmöglich. — Die Vornahme von Injektionen erwies sich schließlich als unnötig, da die durch das Formol gehärteten Geschlechtsprodukte in den Acini die Injektionsmasse sehr wohl ersetzen konnten. Es zeigte sich im Laufe der Arbeit, daß die Untersuchung des Geschlechtsapparates an den so präparierten ausgewachsenen Tieren nicht genügte, um Aufklärung zu finden über feinere morphologische Einzelheiten, besonders über die Lage des Ausführganges. Es wurden deshalb junge Tiere herangezogen und Schnittserien studiert, und zwar sowohl Querschnitte, wie auch Sagittalschnitte. Als besonders brauchbar erwiesen sich dabei die aus ihnen hergestellten Rekonstruktionsbilder: Aus einer geeigneten Schnittserie wurde von jedem zweiten Schnitt (die Schnitte hatten eine Dicke von 10 μ) ein Bild hergestellt. Durch Aufeinanderlegen und Durchpausen, wobei bei den Querschnitten der quergetroffene Enddarm und bei den Sagittalschnitten die untere Wand des Bojanusschen Organs als Orientierungspunkte dienten, konnte dann eine einigermaßen genaue Rekonstruktion des genannten Ganges angefertigt werden. — Die etwas mühsame Arbeit der Herstellung der vielen Einzelbilder läßt sich erleichtern durch Anwendung eines Projektionszeichenapparates. Wo ein solcher nicht vorhanden ist, läßt er sich mit relativ einfachen Mitteln

leicht improvisieren. Ich möchte die von mir benutzte Anordnung hier kurz angeben, da sie manchem in ähnlicher Lage recht gute Dienste leisten kann. Als Lichtquelle wurde benutzt eine LEITZsche 4 Amp.-Handregulierungs-Bogenlampe. Die daraus austretenden Strahlen sind durch eine am Lichtschutz angebrachte Convexlinse parallel gemacht. Zur Kühlung dient ein genügend großes Wassergefäß, das von planparallelen Platten begrenzt ist. Es ist nun eine zweifache Anordnung der Apparatur möglich. 1. Die so gekühlten parallelen Strahlen werden durch eine Convexlinse convergent gemacht und in den Condensor des umgelegten Mikroskopes geworfen. Das vom Ocular erzeugte Bild des Objektes wird nun durch einen unter 45° gegen die Horizontale geneigten Planspiegel nach oben geworfen. Über dem Spiegel ist ein Tisch aufzustellen, in dessen Platte eine gewöhnliche Spiegelglasscheibe eingelassen ist. Legt man nun auf diese Scheibe ein Stück weißes, nicht allzu dickes Papier, so kann auf diesem Papier durch geeignete Einstellung des Mikroskopes das Bild des Objektes erzeugt werden, das sich nun mit leichter Mühe zeichnerisch festhalten läßt. Die Größe des Bildes ist leicht zu variieren durch Veränderung der Entfernung zwischen Mikroskop und Planspiegel. 2. Kann aus irgendwelchen Gründen das Mikroskop nicht umgelegt werden, so empfiehlt sich folgende Anordnung. Die oben erwähnten parallelen, gekühlten Strahlen werden in den Concavspiegel des Mikroskopes geworfen und bewirken so eine Beleuchtung des Objektes. In diesem Fall wird auf der Scheibe im Tisch ohne weiteres aus dem Ocular das mikroskopische Bild erzeugt. Hier läßt sich eine verschiedene Größe erzielen dadurch, daß man die Entfernung zwischen der Glasplatte und dem Ocular verändert. — In beiden Fällen ist es vorteilhaft, die beschriebene Apparatur auf dem Fußboden aufzustellen. Man erhält dann bei Anwendung der geeigneten Linsensysteme das Bild etwa in Tischhöhe. Bemerken möchte ich hier nur noch, daß es sich empfiehlt, bei Anwendung schwach vergrößernder Objektive den Condensor des Beleuchtungsapparates zu entfernen, da dann eine gleichmäßigere Beleuchtung des Gesichtsfeldes — besonders auch bei Anwendung des Planspiegels an Stelle des Concavspiegels am Mikroskop — erzielt wird.

Als Fixierungsflüssigkeiten für das Schnittmaterial dienten ZENKERsche Lösung und Sublimateisessig (angewandt bei größeren Stücken), FLEMMINGsche Lösung und MAXIMOWsches Gemisch. Für die feineren histologischen Untersuchungen lieferte die FLEMMINGsche Lösung die besten Resultate, während sich das MAXIMOWsche Gemisch ganz besonders eignete zur Konservierung des Flimmerepithels. — Gefärbt wurden die Präparate mit HEIDENHAINschem Hämatoxylin, DELAFIELDschem Hämatoxylin und Eosin, MALORYschem Gemisch (zu Übersichtsbildern) und mit Safranin. Es war von außerordentlicher Wichtigkeit, stets nur sehr frisches Material zur Fixierung zu verwenden. Ich war daher genötigt, die Konservierung draußen im Freien vorzunehmen, sofort nachdem die Tiere aus dem Wasser geholt worden waren. Die Untersuchung des Geschlechts der Tiere wurde am lebenden Material vorgenommen.

Historischer Überblick.

Die Untersuchung des Geschlechtsapparates der Najaden *Unio* und *Anodonta* hat schon recht lange die forschenden Zoologen interessiert.

Wenn auch, insbesondere in den letzten Jahrzehnten, hauptsächliches Gewicht auf die Beobachtung der Schale zum Zwecke systematischer Betrachtungen gelegt wurde, so mußten doch stets auch Hinweise auf die Geschlechtsorgane und die Geschlechtsverhältnisse in diesen Arbeiten ihren Platz finden wegen der vielfach konstatierten Korrelation zwischen Schale und Geschlechtsapparat. — Der erste, der sich genauer mit dem Genitalapparat und dem Geschlechtsleben der Anodonten befaßte, war Leeuwenhoek (48). Im 95. Brief seiner »Arcana naturae« vom Jahre 1695 spricht er die Ansicht aus, daß die Anodonten getrenntgeschlechtlich seien. Er ist der erste, der die Spermatozoen dieser Tiere gesehen hat, und er suchte den Genitalapparat ganz an der richtigen Stelle. Auch war ihm die Entwicklung der Embryonen in den äußeren Kiemen bekannt. Die Beobachtungen von Lister (50) im Jahre 1696 bringen nichts Neues.

Dagegen sind Mery (55) [1701] und Poupart (67) [1706] der Ansicht, der Genitalapparat von *Anodonta* sei hermaphrodit angelegt. — 1752 bringt dann Swammerdamm (83) in seiner »Bibel der Natur« Abbildungen von *Anodonta*, zeigt aber keine bedeutenderen Kenntnisse von deren Geschlechtsapparat, und auch die »Geschichte der Flußconchylien« von J. S. Schröter [1779] (77) bedeutet keinen großen Fortschritt für die Erforschung der Anatomie der Najaden. Es ist merkwürdig, daß Leeuwenhoeks schöne Entdeckungen allmählich vollkommen vergessen wurden und erst bedeutend später wieder zu Ehren kamen. Koelreuter (42) [1788], dem der Aufenthalt der Eier in den äußeren Kiemen bekannt ist, hält diese für das Ovarium. Poli (66) [1791—95], dessen Arbeit mir leider nur im Referat zugänglich war, schließt sich der Ansicht Merys und Pouparts von dem Hermaphroditismus von *Anodonta* an. — 1797 erscheint die Arbeit von Rathke (72), welche die in den äußeren Kiemen vorkommenden Embryonen für Parasiten erklärte und ihnen den Namen »*Glochidium*« gab, der bis heute beibehalten wurde. Mangili (51) [1804] hält, wie Koelreuter, die äußere Kieme für ein Ovarium.

Bis zu dieser Zeit hatte man sich noch nicht eingehender befaßt mit der Untersuchung des Baues des Geschlechtsapparates. Damit machte Oken (60) den Anfang. In den »Göttinger Gelehrten Anzeigen« vom 15. September 1806 lesen wir den Bericht über einen Vortrag Okens, der sich mit den »Eyergängen der Muscheln« befaßt. Oken hat, wie sich daraus zeigt, vollkommen richtig die Geschlechtsöffnungen gefunden, ja sogar beobachtet, wie die Geschlechtsprodukte aus diesen Öffnungen herausquellen und sich nach dem hinteren Schließmuskel

hin bewegen. Allerdings vermag er noch keine Auskunft zu geben über den genaueren Bau der Keimdrüse und deren Ausleitungssystem. Bojanus (10) beschreibt dann 1819 in seiner Arbeit über die »Athem- und Kreislaufwerkzeuge der zweischaaligen Muscheln« wieder ganz richtig die Lage der Geschlechtsöffnungen in Beziehung zu den Uretern, die er als Öffnungen der »Bojanusschen Lunge« ansieht. Die Kiemen erscheinen ihm als bloße Anhängsel des Genitalapparats.

In den Jahren 1820 bis 1840 beschäftigen sich eine ganze Reihe von Forschern mit Bau und Funktion des Geschlechtsapparates der Najaden, und wir stoßen auf oft recht widersprechende Befunde. Treviranus (84) untersucht 1824 »die Zeugungstheile und die Fortpflanzung der Mollusken«. Er sagt von den Muscheln, speziell von *Anodonta*: »Es giebt bei diesen Thieren und den Muschelthieren überhaupt nur ein Zeugungsorgan, den Eierstock«. Diesen beschreibt er als ein System von »häutigen Schläuchen«, »die im Sommer einen weißen Saft, im Herbste Eier enthalten. Die Schläuche öffnen sich in Gänge, welche gemeinschaftlich mit den Ausführungsgängen der Galle durch die Leber zum Magen und vielleicht auch zum Mastdarm gehen.« Er glaubt, die Eier gelangten aus der Gonade in den »Mastdarm« und von dort durch den After in die Kiemen. Die von Bojanus beschriebenen Geschlechtsöffnungen hat er nicht gefunden. Er meint, selbst wenn an der bezeichneten Stelle Öffnungen vorhanden wären, so sei damit doch noch nicht deren Zusammenhang mit dem Eierstock erwiesen. Offenbar ist ihm die Untersuchung von Oken nicht bekannt. Es konnte nicht ausbleiben, daß dieser Beobachtungsfehler von Treviranus, dieses Nichtauffinden der Geschlechtsöffnungen, zu Angriffen auf seine Arbeit führte. Ein solcher Angriff wird denn auch 1826 laut in Gestalt eines anonymen Artikels in der »Isis«, als dessen Verfasser wohl sicher Bojanus (1) anzusehen ist. Er erinnert in recht scharfer Form daran, daß die Geschlechtsöffnungen nach ihrer Entdeckung durch Oken wieder gesehen worden waren durch Bojanus, K. E. von Baer, Blainville, Prevost und Pfeiffer und fügt hinzu, daß er sich auf hundertfältige Beobachtungen und Versuche stützen könne, er habe durch Zusammenpressen des Fußes das Hervorquellen der Geschlechtsprodukte aus der Öffnung bewirkt und den Bau des Geschlechtsapparates durch Einblasen von Luft und Injektionen mit Quecksilber demonstriert. Erst 1829 erscheint eine Erwiderung von Treviranus (85) auf diesen Angriff: Er gibt zu, jetzt auch die Geschlechtsöffnungen gefunden zu haben, aber an einer anderen Stelle als der von Bojanus angegebenen, nämlich im geschlossenen Teil des inneren Kiemenganges und nicht

im offenen. Wahrscheinlich untersuchte Treviranus eine andere Species als Bojanus, und auf diese Weise erklärt sich die Verschiedenheit der Beobachtungen.

Prevost veröffentlichte schon 1825 eine Reihe von Arbeiten (68, 69, 70) über die Geschlechtsorgane und die Fortpflanzung der Muscheln, besonders der Unionen. Er konstatierte deren Getrenntgeschlechtlichkeit und machte den Versuch, die männlichen und weiblichen Individuen getrennt zu halten. Er erhielt dann von den Weibchen nur unbefruchtete Eier. Angeregt durch die Untersuchungen von Prevost veröffentlichte 1826 auch Blainville (7, 8) eine Arbeit mit dem Titel »Über den Zeugungsapparat der *Unio* und *Anodonta*«. Er gibt eine Beschreibung des Geschlechtsapparates, der bei beiden Gruppen völlig gleich sein soll, glaubt aber nicht, daß es sich um ein paarig angelegtes Organ handelt, sondern ist der Meinung, es läge eine einzige Drüse mit zwei getrennten Ausführgängen vor. Es kann vielleicht hier bemerkt werden, daß noch verschiedentlich in späterer Zeit eine solche Ansicht geäußert wurde. Der stark verzweigte und komplizierte Bau des Organes erlaubte nicht eine endgültige Entscheidung dieser Frage an Hand der Untersuchungen am ausgewachsenen Tier. Erst die späteren entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten konnten die nötige Klarheit bringen. — Blainvilles Beschreibung des Ausleitungsapparates ist vollkommen den Tatsachen entsprechend; er betont schon dessen starke Verschiedenheit bei den einzelnen Individuen. Die Eier gelangen nach außen durch die Kontraktion des Fußes mit Hilfe einer Flüssigkeit, über die er nichts Näheres aussagt, und zwar in den inneren Kiemengang, von da in den äußeren und in die äußere Kieme. Bei einigen Individuen fand Blainville die Gonade angefüllt mit einem weißlichen, milchigen Saft, in dem er unter dem Mikroskop selbst keine Spur von »Samenthierchen« bemerken konnte. Es ist wohl anzunehmen, daß es sich hier doch um Samen handelte, daß Blainville aber die Spermatozoen größer annahm, als sie tatsächlich sind. — Er wagt nicht zu entscheiden, ob es sich hier wirklich um männliche Tiere handelt, oder ob es Weibchen vor der Befruchtung sind. Ein abschließendes Urteil über die Geschlechtsverhältnisse der Anodonten gibt er also nicht.

1826 taucht zum ersten Male der Name K. E. von Baers (2, 3, 4) auf unter der Literatur über die Anatomie der Muscheln. Er findet unter den Anodonten neben männlichen und weiblichen Individuen bisweilen solche, die außer völlig entwickelten Eiern auch noch in andern Gegenden der Gonade den »weißen Saft« der Männchen aufweisen. Auch er wagt nicht, ein abschließendes Urteil zu fällen über die Geschlechts-

verhältnisse, sondern erwägt nur, daß eine Befruchtung der Eier durch die von außen her schwer erreichbaren Geschlechtsöffnungen nur mit »großen Schwierigkeiten und Unwahrscheinlichkeiten« anzunehmen sei. In dem oben erwähnten »weißen Saft« findet er in großer Menge die »Samenthiere«, deren Bewegung und Gestalt er unter dem Mikroskop studiert. Mit Rücksicht auf die Schwierigkeit, ja Unmöglichkeit der Befruchtung ist Baer der Ansicht, die mit Samen versehenen Muscheln seien »gar nicht zeugungsfähig, sondern abnorme, d. h. unfruchtbare Hermaphroditen.« — Home [1827] (31) geht in seiner Arbeit nur recht oberflächlich ein auf den Bau der Keimdrüse und bringt einige Daten über die Entwicklung der Eier. Die Befruchtung, glaubt er, gehe im Eierstock vor sich, er sagt aber nichts aus über das Vorkommen von Sperma, wenn er auch Selbstbefruchtung bei *Anodonta* wie bei der Auster annimmt. — Unger [1827] (86) ist sich vollkommen unklar über den Geschlechtszustand bei den Muscheln. Er hält den Geschlechtsapparat für sehr niedrig stehend und indifferent: je nach den Umständen als männlich oder weiblich wirkend. Dieser eigentümlichen Meinung scheinen ungenaue Untersuchungen über die Geschlechterverteilung zugrunde zu liegen, wie aus Abschnitt I dieser Arbeit noch erhellen wird.

Bis zu diesem Zeitpunkt herrschte im allgemeinen volle Einigkeit über die Entwicklungsgeschichte der Najaden, denn die Ansicht Rathkes, der die Glochidien als Parasiten ansah, hatte in der Folgezeit keine weitere Beachtung gefunden. Da griff 1828 Jacobson (35) von neuem diese Ansicht Rathkes auf und suchte sie besser zu stützen. Aber noch in demselben Jahr veröffentlichte Blainville (9) eine Arbeit, in der er alle Beweise Jacobsons vollkommen widerlegte. Seine Stellung zur Frage der Geschlechtsverhältnisse der Anodonten ist die, daß er annimmt, die Tiere seien hermaphrodit und die Befruchtung der Eier gehe vor sich beim Durchtritt durch den Hoden. Er schließt sich im allgemeinen der Ansicht Polis (66) an. — Pfeiffer [1829] (65) geht in seiner »Naturgeschichte deutscher Land- und Süßwassermollusken« nicht ein auf den anatomischen Bau der Muscheln und konstatiert nur, daß sich alle Muscheln außer *Cyclas*, die lebendig gebärend sei, durch Eier fortpflanzten.

1830 erscheint endlich die schon lange angekündigte Untersuchung K. E. v. Baers (4) »Über den Weg, den die Eier unserer Süßwassermuscheln nehmen, um in die Kiemen zu gelangen usw.«. Diese prächtige Arbeit, die bis heute noch ihre Geltung hat, brachte zum ersten Male eine wissenschaftlich genaue Beobachtung über die Entleerung des

Ovars und die Wanderung der Eier in die äußere Kieme. Ein großes Verdienst Baers ist auch, daß er mit dieser Arbeit die heute noch gebräuchlichen hauptsächlichsten Benennungen, wie »Kiemengang«, »Kloake« usw. einführte. Erwähnt sei nur noch, daß er feststellte, daß es sich beim »Bojanusschen Organ« nicht um eine Lunge, sondern um eine Niere handle. Er konstatierte auch die verschiedene Lage der Geschlechtsöffnung bei den verschiedenen Species der Anodonten. — 1832 bringt Carus (13) in seinen »neuen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte unserer Flußmuschel« eine recht gute Beschreibung des weiblichen Geschlechtsapparates und der Eier. Er berichtet, bei Muscheln, deren Eier noch nicht vollkommen reif seien, stelle der Inhalt der Gonade unter dem Mikroskop sich als eine »feine gekörnte Flüssigkeit dar, unter welcher dann oft nur hier und da einzelne Körner etwas mehr aufgeschwollen gefunden werden«. Es ist nicht unmöglich, daß es sich hier um zwittrige Individuen handelte, die neben einer großen Menge von Spermatozoen und Spermabildungsstadien vereinzelte, vielleicht noch unreife Eier, aufwiesen. Möglich wäre allerdings auch, daß ihm tatsächlich ein rein weibliches Tier zur Untersuchung vorlag, und daß diese »Körnchen« aus Dottermaterial bestanden. Verdächtig bleibt auf jeden Fall seine Aussage, der Inhalt des »Ovariums« erscheine in diesem Zustand dem unbewaffneten Auge »als eine bloße Milch«.

Die 1836 erschienene »Iconographie« Rossmässlers (73) beschäftigt sich nicht mit der Anatomie der Muscheln; sie wird aber im Abschnitt über die Systematik genauere Erwähnung finden müssen. — Kirtland [1836] (40) geht hauptsächlich ein auf die Schalenverschiedenheiten der männlichen und weiblichen Unionen. Er betrachtet die äußeren Kiemen als Ovarien und kann einen Hoden nicht auffinden. Auf Grund dieses negativen Beweises hält er die Najaden für getrenntgeschlechtlich. Die Arbeit erschien im »Archiv für Naturgeschichte«, und der Herausgeber Aug. Wiegmann fügte ihr eine Anmerkung bei, in der er einen Literaturüberblick gab, der zeigte, daß in damaliger Zeit es für erwiesen galt, daß die Unionen getrennten Geschlechtes seien. — Des Hayes [1836] (16) betonte den einfachen Bau der Generationsorgane der Najaden und war der Ansicht, da man nur ein Ovarium und sonst nichts bei den Tieren feststellen könne, müsse man sie als Hermaphroditen auffassen.

Th. von Siebold (78, 79, 80) [1837] stellt fest, nach den Untersuchungen von Prévost, Baer und R. Wagner sei die Getrenntgeschlechtlichkeit der Najaden erwiesen und bei den Anodonten sei

an der Schale schon leicht der Geschlechtsunterschied zu konstatieren. Der Bau des Hodens gleicht vollkommen dem des Ovariums, die Ausleitungskanäle sind bei beiden Geschlechtern mit Flimmern bedeckt. Er untersucht die Spermatozoen genauer und kennt auch die Spermabildungsstadien, die er als kleine »rissige Körper« bezeichnet. Die Befruchtung vollzieht sich im inneren Kiemengang, durch die mit dem Atemwasser herbeigeführten Spermatozoen. Garner [1841] (20) hält die Lamellibranchiaten für Zwitter und glaubt an Selbstbefruchtung. — Sehr eigentümlich muß die Untersuchung Neuwylers [1841] (57, 58) anmuten. Er hält das Bojanussche Organ auf Grund recht oberflächlicher Beobachtungen für den Hoden der Muscheln und glaubt an Selbstbefruchtung im inneren Kiemengang dadurch, daß sich die Geschlechtsöffnung, die er als Mündung des Oviducts ansieht, und der Ureter, in dem er die Mündung des Hodens erblickt, aufeinander legen. — P. J. van Beneden [1844] (5) stellt fest, daß bei den von ihm untersuchten Anodonten in der gleichen Drüse — aber in verschiedenen Drüsenläppchen — Eier und Spermatozoen gebildet werden. Er ist der Meinung, die Befruchtung der Eier müsse im Ovarium vor sich gehen. Von einem Unterschied in der Farbe der Ovarien und Hoden ist ihm nichts bekannt. — In R. Wagners [1847] (88) »Lehrbuch der Zootomie« finden wir eine gute Zusammenstellung der bis zu jener Zeit gefundenen Resultate. — Drouet [1852] (17) hält die Anodonten für Zwitter, meint aber, nur der weibliche Teil des Geschlechtsapparates sei zu erkennen. Fraglich scheint es ihm, ob vielleicht die schleimige Flüssigkeit, in der die Eier sich bewegen im Ovidukt, der Samen ist. Keber [1853] (37) steht auf dem Standpunkt, daß nach Leeuwenhoek, Prévost und v. Siebold *Anodonta* als getrennten Geschlechts anzusehen sei. Er gibt eine Beschreibung des Eies und der Spermatozoen und einen Überblick über deren Bildung. Hauptsächlich interessiert ihn das Eindringen der Spermatozoen in das Ei durch die »Mikropyle«. Bischoff (6) greift ihn im nächsten Jahre [1854] heftig an, sowohl in seiner Auffassung der Mikropyle als auch in seinen Beobachtungen der Befruchtungsvorgänge. In einer Erwiderung darauf stellt Keber (38) fest, er habe das Geschlecht bei den Unionen an der Schale nicht erkennen können, wohl aber bei *Anodonta anatina*. Weiter bringt er die Beobachtung, er habe unter 500 in den Monaten September und Oktober geöffneten Flußmuscheln bei 12 Tieren lebende Spermatozoen im Ovarium aufgefunden, wobei er sich überzeugt habe, daß es sich nicht um Zwitter handelte.

In den Jahren 1854 und 1855 erscheinen drei Arbeiten von Lacaze-

Duthiers (43, 44, 45), die sich auf unsern Gegenstand beziehen. Er gibt darin eine gute Darstellung des Geschlechtsapparates bei einer Reihe von Lamellibranchiaten, auch von *Anodonta* und *Unio*. Ob es sich um eine Drüse handelt mit zwei Ausführungsgängen, oder ob zwei symmetrisch liegende Organe vorhanden sind, diese Frage kann er nicht entscheiden. Er tritt ein für die Getrenntgeschlechtlichkeit der Najaden. Hoden und Ovarien sind in ihrem Bau nicht voneinander unterschieden, nur ist die Farbe der Hoden etwas weißlicher. Er hebt bei der ganzen Gruppe der Acephalen den Zusammenhang zwischen der Gonade und dem Bojanusschen Organ hervor, hauptsächlich in Bezug auf die Lage der beiderlei Mündungen zueinander. Seiner Ansicht nach kommen bei den sonst durchweg getrenntgeschlechtlichen Anodonten ausnahmsweise und sehr selten Zwitter vor. (Er fand unter 50 Tieren einen Zwitter.) — 1859 und 1860 kommen zwei Arbeiten von Hesslings (28, 29) über die Flußperlmuschel heraus. Uns interessiert daran hauptsächlich seine Beschreibung der Gonade, die aber nichts Neues bringt, und vor allem seine Ansicht, die Befruchtung der Tiere gehe so vor sich, daß Männchen und Weibchen ihre Geschlechtsprodukte ausstoßen, die dann im freien Wasser zusammentreffen und von Männchen und Weibchen gleichermaßen mit dem Atemwasser wieder aufgenommen und in den Kiemen abgelagert werden. Dieses sonst nie mehr beobachtete Auftreten von Kiemenbrut bei männlichen Individuen muß stutzig machen. Sollten diese Individuen nicht am Ende Zwitter gewesen sein? 1869 wird v. Hessling auch wegen seiner Ansicht durch Keber (39) angegriffen. Dieser führt als Gegenbeweise an, er habe des öftern im Ovarium weiblicher Tiere geschwänzte und ungeschwänzte (?) Spermatozoen gefunden, und außerdem führe der Atemstrom nicht nach der äußeren, sondern der inneren Kieme. Dort müßten die Eier dann nach v. Hesslings Annahme aufgefunden werden, was aber den Tatsachen nicht entspreche.

1865 gibt Stepanoff (82) eine Beschreibung und Untersuchung über den Geschlechtsapparat und die Entwicklung von *Cyclas*, die im wesentlichen ganz ähnliche Verhältnisse aufweise, wie wir sie bei *Anodonta* wiederfinden, und seit dieser Arbeit ruht für längere Zeit die Untersuchung des Geschlechtsapparates der Süßwassermuscheln. Die nun folgenden Arbeiten sind teils solche, die sich mit der Entwicklungsgeschichte der Muscheln beschäftigen, teils aber haben sie die Systematik der Najaden im Auge, wobei natürlich stets auch biologische Gesichtspunkte mit hereingezogen werden. Ich möchte auf die ersteren hier nicht näher eingehen, sondern verweisen auf die entwicklungs-

geschichtliche Arbeit von K. Herbers [1913] (26); nur seien einige Namen genannt: Flemming [1874, 1875] (18, 19), H. v. Ihering [1877] (32, 33), Schierholz [1878, 1889] (74, 75), Ziegler [1885] (89), Stauffacher [1893] (81), Meisenheimer [1901] (54) und W. Harms [1907, 1909] (22, 23, 24). Außer in der Arbeit von K. Herbers sind in diesen Arbeiten nur spärliche Andeutungen gemacht über die Entwicklung des Geschlechtsapparates.

Auch die vorher erwähnten systematischen und biologischen Arbeiten, die für meine Untersuchung hauptsächlich in Betracht kamen, seien hier kurz aufgezählt. Sie werden im Lauf unsrer Betrachtungen, besonders im systematischen Abschnitt, genauere Beachtung finden. Es sind da zu nennen: F. Heynemann [1869] (30), C. Noll [1869] (59), E. von Martens [1871, 1883] (52, 53), W. Kobelt [1871] (41), S. Clessin [1872, 1876] (14, 15), J. Hazay [1881] (25), O. Buchner [1900] (11), F. Haas [1910] (21), A. E. Ortmann [1911, 1912] (61, 62), R. Rassbach [1912] (71) und W. Israel [1913] (34). Fast allen diesen Arbeiten liegt die Ansicht zugrunde, daß wir es bei *Unio* und *Anodonta* mit getrenntgeschlechtlichen Tieren zu tun haben und daß gelegentlich bei *Anodonta* — allerdings sehr selten — Fälle von Hermaphroditismus vorkommen. Dieselbe Ansicht finden wir auch vertreten in den meisten neueren Lehrbüchern der Zoologie und vergleichenden Anatomie. Auch hier seien einige Namen genannt: Vogt und Yung [1888—94] (87), Parker and Haswell [1897] (63), A. Lang [1900] (46), Ray Lankester [1906] (47) und Richard Hertwig [1910] (27). Noch zwei Arbeiten möchte ich hier erwähnen, die nicht einzuordnen sind in die beiden vorhin aufgestellten Rubriken. Es ist einmal das »Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere« von K. C. Schneider [1902] (76), das einen Abschnitt bringt über die Histologie des Ovariums von *Anodonta*, und dann die Arbeit von Pelseneer [1912] (64) über den Hermaphroditismus der Lamellibranchier, die einen guten Überblick gibt über das Auftreten der Zwittrigkeit in dieser Tiergruppe.

I. Die Geschlechtsverhältnisse bei Anodonta.

Ehe ich mich näher einlasse auf die Geschlechterverteilung bei *Anodonta*, sei noch eine Frage gestreift, die schon sehr lange die Conchyliologen beschäftigt hat, die Frage nach der äußeren Unterscheidbarkeit der Geschlechter bei den Muscheln auf Grund von Schalencharakteren. Während Lister (50) der Ansicht war, die Männchen und Weibchen der Süßwassermuscheln seien von annähernd

gleichen Maßverhältnissen, stellte K. E. v. Baer (24) fest, besonders bei der Malermuschel, aber auch bei *Anodonta* zeichneten sich gegenüber den kürzeren und breiteren Weibchen die Männchen durch größere Länge aus. Kirtland (40) sah in den äußeren Kiemen der Unionen deren Ovarien und vertrat die Ansicht, die Schalen der weiblichen Tiere seien stärker in die Länge gezogen und mehr gewölbt als die der männlichen. Th. von Siebold (79) konnte — nicht bei *Unio, Tichogonia, Mytilus, Cardium Tellina* und *Mya* — wohl aber bei *Anodonta* die männlichen und weiblichen Individuen auf Grund der Schalenverschiedenheiten leicht unterscheiden: die Männchen besitzen im Gegensatz zu den Weibchen eine flachere, mehr breit-eiförmige Schale. Er geht sogar so weit, zu behaupten (a. a. O. S. 415), »daß *Anodonta cygnea* und *cellensis* nichts anderes als die verschiedenen Geschlechter einer und derselben Teichmuschelart sind«. Über die Berechtigung dieser Behauptung wird in einem späteren Abschnitt noch einmal gehandelt werden müssen. Keber (38) konnte das Geschlecht bei den Unionen an der Schale nicht erkennen, wohl aber bei *Anodonta anatina*. Noll (59) stellte ebenfalls fest, daß bei den Najaden die Schale der Männchen weniger stark gewölbt erscheint als bei den Weibchen. — Auch E. v. Martens (53) war derselben Ansicht: Wegen der Kiemenbrut ist die Schale der Weibchen stärker gewölbt als die der Männchen. Hazay (25) stellte genauere Messungen an und fand, daß bei *Anodonta complanata* Ziegl. zwischen den männlichen und weiblichen Individuen ein Dickenunterschied von ca. 6 mm vorkomme. Er hält *Anodonta cellensis* für das Weibchen von *A. cygnea* L. und glaubt, »daß ponderose, ventricose Formen immer weibliche Tiere nachweisen lassen.« Wir stoßen hier wieder auf eine schon von Th. v. Siebold vertretene Anschauung, über die noch geredet werden soll. — Schierholz (74) bestreitet die Beobachtungen, die die größere Dicke der Weibchen bezeugen wollen. Er fand keinen erheblichen Unterschied, ja bisweilen zeigten sich die Männchen mit gewölbteren Schalen als die Weibchen. Buchner (11) läßt sich etwas genauer auf diese Frage ein (a. a. O. S. 139 Z. 3 v. u.): »Der geschlechtliche Unterschied ist bei den Schalen sehr junger Muscheln nicht zu bemerken, dagegen zeigt er sich in der Regel schon ziemlich deutlich bei den Mittelformen mit 5 bis 6 Jahresringen, indem die Männchen sich besonders im Vorderrand gegen den Unterrand hin auszubuchten beginnen, während die Weibchen mehr und mehr ventricos werden und sich dabei großenteils abdominal verlängern.« Also auch er ist der Ansicht, daß die Weibchen stärker gewölbte Schalen besitzen als die Männchen. Allerdings sind diese

Untersuchungen sehr vorsichtig aufzunehmen, denn aus der Arbeit scheint hervorzugehen, daß die Prüfung des Geschlechtes der Tiere durch den Verfasser sich beschränkt zu haben scheint auf die Feststellung, ob zur Brutzeit in den Kiemen Embryonen vorhanden waren oder nicht. — Zum Schlusse dieser Literaturbetrachtung sei noch das Lehrbuch von Vogt und Yung (87) erwähnt, in dem auch der Standpunkt vertreten wird, daß bei *Anodonta* die Weibchen sich durch eine stärker gewölbte Schale auszeichneten.

Wir sehen, solange die Getrenntgeschlechtlichkeit von *Anodonta* bekannt und angenommen ist, hat man versucht festzustellen, ob das verschiedene Geschlecht der Tiere nicht an der Schalenform zu erkennen sei. Als einigermaßen feststehendes Resultat aller dahingehenden Untersuchungen ließe sich vielleicht sagen, daß bei den Anodonten — mehr als bei den Unionen — bei gleicher Größe der Individuen die Weibchen sich durch eine stärker gewölbte Schale von den Männchen unterscheiden. Ich selbst habe keine genauen Messungen der Tiere vorgenommen, aber wohl auf etwa auffälligere Unterschiede der Geschlechter geachtet. Mir sind jedoch keine derartigen Unterschiede vor Augen gekommen, die einen sicheren Schluß auf die Verhältnisse des Geschlechtsapparates zuließen. Das außerordentlich häufige Vorkommen von Zwittern unter den Anodonten, von dem im nächsten Abschnitt die Rede sein wird, trägt mit dazu bei, dieser Frage eine größere Bedeutung zu nehmen. Bemerkt sei hier noch das eine: es sind mir unter den Schalen zwittriger Tiere von ein und demselben Fundort Formen vor Augen gekommen, die wohl beim oberflächlichen Zusehen die Meinung hätten aufkommen lassen können, daß es sich um männliche und weibliche Tiere handelte. Ich hege die begründete Befürchtung, daß von manchen Autoren, die sich nicht speziell auf die Frage der Geschlechtsverhältnisse bei *Anodonta* eingelassen haben, infolge ungenauer Untersuchung des Genitalapparates Versehen vorgekommen sind. Sicher ist anzunehmen, daß manches zwittrige Individuum in die Reihe der getrenntgeschlechtlichen gesteckt wurde, wenn sich die Feststellung des Geschlechtes beschränkte auf die Untersuchung der Kiementrächtigkeit. — Bei den tatsächlich gonochoristischen Formen wird zugegeben werden müssen, daß im allgemeinen die Weibchen eine etwas stärker gewölbte Schale besitzen als die Männchen. Allerdings weist diese »Regel« soviel Ausnahmen auf, und ist dieser Unterschied gewöhnlich ein so geringer, daß man kaum von einer durchgehenden Erscheinung von Geschlechtsdimorphismus reden kann.

A. Die Geschlechterverteilung im Genus Anodonta.

Die Ungewißheit unsrer Kenntnis von dem Zustand des Geschlechtsapparates der Anodonten hat schon der Literaturüberblick aufgewiesen. Es seien hier nur einige der bedeutendsten Namen rekapituliert, um die herrschenden Widersprüche noch deutlicher zu unterstreichen. Leeuwenhoek, der als erster die Anodonten genauer untersuchte, hatte deren Getrenntgeschlechtlichkeit festgestellt. Seine Ansicht wurde später wieder vertreten von Lister, Prévost, K. E. v. Baer, Th. v. Siebold, Garner, Keber, Lacaze-Duthiers usw. Denen gegenüber hielten an dem Hermaphroditismus von *Anodonta* fest: Poupart, Mery, Poli, Blainville, P. S. van Beneden usw. Beide Ansichten bestanden andauernd nebeneinander, ohne daß ernstere Auseinandersetzungen vorgekommen wären. Lange Zeit herrschte ja überhaupt über den Zustand des Genitalapparates der Muscheln vollkommene Unklarheit, herrschten die abenteuerlichsten Meinungen über dessen Anatomie. Noch 1836 sah Kirtland in den äußeren Kiemen die Ovarien des Tieres, und noch 1841 hielt Neuwyler das Bojanussche Organ für einen Hoden. Seit der Arbeit von Lacaze-Duthiers über den Genitalapparat der Lamellibranchiaten wurde die Frage nach der Geschlechterverteilung bei *Anodonta* nicht mehr zum Gegenstand eingehenderer Untersuchungen gemacht. Seit diesem Zeitpunkt war man der Ansicht — und diese Ansicht finden wir in fast allen heutigen Lehrbüchern vertreten — daß die Najaden — sowohl *Anodonta* als auch *Unio* — in der Regel getrenntgeschlechtlich seien.

Über die zahlenmäßige Verteilung der Geschlechter auf die Individuen eines und desselben Fundortes finden wir in der Literatur nur wenig Angaben. Prévost (69) fand bei *Unio* mehr Männchen als Weibchen, eine Erscheinung, die K. E. v. Baer (2) nicht bestätigen konnte: er fand bei *Unio* — und noch mehr bei *Anodonta* — die eiertragenden Weibchen den Männchen an Zahl überlegen. Schierholz (74) dagegen gibt an, in der Regel finde man bei den Süßwassermuscheln gleich viel Männchen und Weibchen. Im Lehrbuch von Vogt und Yung (87) wieder wird die Zahl der Weibchen unter 1000 untersuchten Exemplaren aus dem Genfer See mit 70% angegeben. Die meist nicht direkt ausgesprochene aber doch wahrscheinlich zugrunde liegende Ansicht der meisten Autoren läuft wohl auf die Annahme hinaus einer gleichmäßigen Verteilung der Geschlechter bei *Anodonta*. Einem großen Teil der Forscher, die für den Gonochorismus der Teichmuschel eintraten, war ein Vorkommen von zwittrigen Individuen nicht unbekannt.

Sie waren stets der Ansicht, in diesen — wie sie es nannten — »gelegentlichen Fällen« von Hermaphroditismus rein zufällige Erscheinungen erblicken zu müssen, die vielleicht aufzufassen wären als Reminiszenzen an einen früheren Zustand, denen aber für die Beurteilung des jetzigen Zustandes keinerlei Bedeutung beizumessen sei. So berichtet Lacaze-Duthiers (44), er habe unter 50 Anodonten, die er untersuchte, einen Hermaphroditen gefunden; auch Keber (38) gibt an, er sei einmal auf einen Zwitter von *Anodonta* gestoßen, ohne genauere Zahlenverhältnisse anzuführen. Schierholz (74) fand ebenfalls Hermaphroditen und ist der Ansicht, es käme etwa auf 100 gonochoristische Tiere ein Zwitter. Ähnlichen Anschauungen begegnen wir dann wieder in den neueren Lehrbüchern, z. B. bei Vogt und Yung (87) (S. 766): »Jedoch ist es nicht selten, Hermaphroditen darunter zu treffen; vielleicht erklärt dies die Tatsache, daß manche ältere Autoren *Anodonta* für Zwitter hielten.« Bei Ray Lankester (47) finden wir *Anodonta imbecillis* als durchgehend zwittrig angegeben, eine Angabe, die von A. E. Ortmann (62) wiederholt und bestätigt wird. Ortmann spricht außerdem die Vermutung aus, daß auch *Anodonta henryana* Lea. als hermaphrodite Species anzusehen sei.

Kurz zusammengefaßt ließe sich die heute herrschende Ansicht über die Geschlechterverteilung der Teichmuscheln so aussprechen: Die Anodonten sind — ebenso wie die Unionen — in der Regel getrennten Geschlechts. Bisweilen, wenn auch sehr selten, treten Zwitter auf, die aber nur als zufällige Erscheinungen anzusehen sind. Unter den amerikanischen Anodonten ist die Species *Anodonta imbecillis* als durchgehend zwittrig festgestellt, vielleicht ist dasselbe auch bei *Anodonta henryana* Lea. der Fall. An der Auffassung des Gonochorismus als des regulären Zustandes wird durch diese letzten Feststellungen nichts geändert.

Ich werde im folgenden versuchen, meine eigenen Untersuchungen und Befunde über die Geschlechterverteilung im Genus *Anodonta* darzulegen. Im voraus sei mir noch einmal gestattet, darauf hinzuweisen, daß das mir zur Verfügung stehende Material leider verhältnismäßig gering war und bis auf eine Form nur aus dem Lahngebiet stammte. Die Zahlen der untersuchten Tiere der einzelnen Fundorte sind nicht überall so groß, wie man sie hätte wünschen sollen, doch war eine weitere Materialbeschaffung nicht möglich, da die einzelnen Fundstellen durch die übrigen am hiesigen Institut angestellten Untersuchungen über *Anodonta* schon sehr stark ausgebeutet waren. Trotzdem hoffe ich bestimmt, daß die vorhandenen Daten genügen werden, um ein

einigermaßen übersichtliches Bild der Verteilung der Geschlechter zu geben.

Zuvor noch ein paar Worte über die Art und Weise, wie das Geschlecht der Tiere untersucht wurde. Das erscheint mir um so nötiger, als ich glaube, annehmen zu müssen, daß bei manchen früheren Untersuchungen auf dieses Moment nicht der genügende Wert gelegt wurde. Ich ging folgendermaßen vor: Die frisch aus dem Wasser genommenen Tiere wurden aus der Schale geschnitten und in einer Präparierschale festgesteckt. Nachdem durch einen kreuzweise geführten Schnitt die Muskeldecke des Fußes aufgeschnitten war, konnte mit Hilfe einer Pinzette oder eines Spatels ein Teil des Inhaltes der leicht zerstörten Gonade auf den Objektträger gebracht und unterm Deckglas mit Hilfe des Mikroskops betrachtet werden. Es war am geeignetsten, dabei zur Beobachtung des Spermas das Objektiv 7 und Ocular 1 (von Seitz) zu verwenden. Meist ließen sich die Spermatozoen leicht erkennen an ihrer eigentümlichen Bewegung. Aber auch ohne diese konnten sie recht sicher erkannt werden an ihrer typischen zuckerhutähnlichen Gestalt, auch ohne daß der Schwanzfaden sichtbar war. Die Feststellung der Spermatozoen genügte nicht ohne weiteres zur Beurteilung des Geschlechts im untersuchten Tier. Fanden sich diese neben den Eiern, in ein und demselben Individuum, so war damit noch nicht unbedingt feststehend, daß es sich um einen Zwitter handelte, denn diese Spermatozoen konnten auch von einem männlichen Tier in das weibliche gelangt sein. Es wurde daher stets Wert darauf gelegt, auch die Anwesenheit von Spermabildungsstadien festzustellen.

Die Eier sind immer — auch wenn sie in noch jungem Stadium sich befinden, leicht zu erkennen an der typischen Form des Nucleolus. Bei sehr vielen Tieren — Weibchen und Zwittern — wurde das Aufsuchen und Erkennen der Spermatozoen sehr erschwert durch die außerordentlichen Mengen von Dotterkörnchen jeder Größe, die oft nicht leicht von Spermatozoen und Spermabildungsstadien zu unterscheiden sind. — Am wesentlichsten aber für die Genauigkeit der Untersuchung war es, daß die Geschlechtsprodukte aus jedem Teil des Fußes beobachtet wurden, denn, wie aus dem Abschnitt über die Topographie des Genitalapparates hervorgehen wird, kommt es bisweilen vor, daß nur an ganz wenigen Stellen des Fußes bei Zwittern Sperma erzeugende Acini zu finden sind. — Durch Pressen des Fußes ließ sich auch bei den meisten Tieren ein Ausströmen der Geschlechtsprodukte aus der Geschlechtsöffnung bewirken. Dieses Verfahren erwies sich aber als wenig geeignet zur genauen Untersuchung, da es vorkommen konnte,

daß bei zwittrigen Individuen die in entfernter gelegenen Acini gebildeten Spermatozoen sich zunächst der Beobachtung entzogen. Am sichersten führte auf jeden Fall die Zerstückelung des ganzen Eingeweidesackes zum Ziel. — Recht erschwert wird zu manchen Zeiten — etwa im November und Dezember — die Feststellung der männlichen Geschlechtsprodukte. Es kann dann vorkommen, daß gar keine reifen Spermatozoen in der Gonade vorhanden sind und man auf die Auffindung von Bildungsstadien allein angewiesen ist.

Außer den Muscheln des Lahngebietes in der Nähe von Marburg wurde nur eine einzige andere Form untersucht, und zwar Tiere aus dem Mannheimer Floßhafen. (Beobachtungen, die ich an einigen Exemplaren aus einem Teich bei Hamburg machte, möchte ich deshalb nicht in den Kreis der Betrachtung ziehen, weil das mir zur Verfügung stehende Material zu gering war, um einen sicheren Schluß auf die Geschlechtsverhältnisse zuzulassen.) Was die Bestimmung der Formen und ihre systematische Einordnung angeht, so ist dabei zunächst vollkommen abgesehen von einer Kritik der gegenwärtig üblichen Systematik, sondern es liegt zugrunde die in neuester Zeit von E. E. Ortmann vertretene Ansicht, daß es bei *Anodonta* sich in der Hauptsache nur um eine einzige Art handle, die nach dem Prioritätsgesetz den Namen *Anodonta cygnea* L. tragen muß. Die Abweichungen von dem Grundtyp der *Cygnea*-Form anzugeben, wurde versucht durch einen Vergleich mit den Formen, die in Rossmässlers »Iconographie« abgebildet sind.

Herrn Dr. Fritz Haas (Frankfurt a. Main) bin ich zu großem Dank verpflichtet für seine freundliche Hilfe bei der Bestimmung der untersuchten Formen. Es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle meinem Dank Ausdruck zu verleihen. —

1) Die Anodonten aus dem Mannheimer Floßhafen stellten sich dar als eine Flußform mit flacher Schale (Fig. 1 und 2) und sehr stark ausgebildetem Schild. Die Tiere leben in einer wohlgeschützten Stelle des Hafens mit sehr feinem Schlammgrund bei gänzlichem Mangel an Geröll oder größeren Steinen in langsam fließendem Wasser. Bis auf die allmähliche Verpestung des Wassers durch die Fabrikbetriebe müßten die vorhandenen Lebensbedingungen der Muscheln als sehr gut bezeichnet werden. Die Fortpflanzung scheint hier auch ihren vollkommen geregelten Gang zu nehmen, denn ich fand Jugendstadien in recht großer Menge vor, eine Tatsache, die bemerkenswert ist gegenüber den Befunden in den stehenden Gewässern des Lahngebietes. Die Größe der Tiere bewegte sich in der Längendimension etwa zwischen

5 cm und 9 cm und in der Höhe zwischen 3 cm und 6 cm. Die Dicke der Tiere war außerordentlich gering und überschritt kaum 2,3 cm. Ein stark auffälliger Unterschied in der Dicke zwischen männlichen und weiblichen Individuen ist mir nicht aufgefallen, doch ist nicht ausgeschlossen, daß ein solcher vorhanden ist. Die Schale zeichnete sich aus durch ihre geringe Dicke — bei jungen Tieren war sie papierdünn — und ihre helle, grünliche bis gelbliche Farbe. Bei manchen Muscheln waren Jahresringe kaum zu erkennen, so gleichmäßig war der Bau

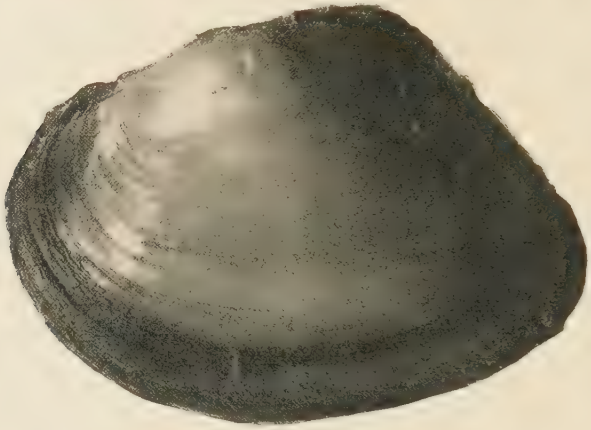

Fig. 1.

Anodonta cygnea L. aus dem Mannheimer Floßhafen. Von der Seite. Natürl. Größe.

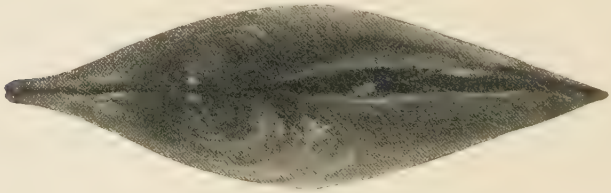

Fig. 2.

Dieselbe von oben. Natürl. Größe.

der Schale erfolgt. Der Wirbel zeigte keine Abschleifungen und Verletzungen, oft war noch die Embryonalschale gut erhalten.

Was den ganzen Habitus der Schale angeht, so ist hervorzuheben, daß sie sich in hervorragendem Maße von der der anderen untersuchten Tiere unterscheidet. Der schon erwähnte starke Schild und die Kürze des Tieres geben der Schale das eigentümliche Gepräge. Der stark gekrümmte untere Schalenrand geht gleichmäßig über in die kreisförmige Rundung des Vorderendes. Im Gegensatz zu den übrigen

Formen steigt die Linie des Schloßbandes gegen das Hinterende ziemlich steil an, wodurch am höchsten Punkte des Schildes eine scharfe Ecke sich zeigt. Die tiefste Stelle des Unterrandes liegt etwa senkrecht unter dem Wirbel. Die Wölbung der Schale (vgl. Fig. 2) ist am stärksten in der Mitte der Längsachse des Tieres und nimmt nach dem Hinterende wie nach dem Vorderende fast vollkommen gleichmäßig ab.

Die mikroskopische Untersuchung des Geschlechts wurde vorgenommen im März. Kiemenbrut war bei keinem Individuum mehr zu finden. Von 121 untersuchten Tieren erwiesen sich 56 als Weibchen und 65 als Männchen. Auf Grund dieser Zahlen läßt sich also behaupten, daß für diesen Fundort die Zahl der männlichen und weiblichen Tiere annähernd die gleiche ist, denn ich glaube dem scheinbaren Überwiegen der männlichen Tiere keine besondere Bedeutung beilegen zu dürfen, sondern annehmen zu müssen, daß es sich hier lediglich um ein Spiel des Zufalls handelt. — Vielleicht ist es noch von Interesse, zu erfahren, daß diese Muscheln außerordentlich verseucht waren durch *Spirochaeta anodontae*, die sich hauptsächlich im Kristallstieldarm vorfand. — Der Name, der dieser Form zusteht nach der jetzt üblichen Bezeichnung, wäre *Anodonta cygnea* L.; sie stimmt etwa überein mit Rossmässlers Abbildung der *Anodonta piscinalis* Rossm. (»Iconographie«: Taf. XIX, Fig. 281).

2) Als diesen Tieren verhältnismäßig nahestehend muß eine Form bezeichnet werden aus einem Altwasser der Ohm bei Cölbe kurz vor ihrer Mündung in die Lahn (Fig. 3 und 4). Auch dieser Form gebührt der Name *Anodonta cygnea* L. und sie wäre etwa zu vergleichen mit *Anodonta anatina* Rossm. (Icon., Taf. XX, Fig. 419). Die Tiere stimmen äußerlich vollkommen überein mit den aus der fließenden Lahn gefangenen. Im Gegensatz zu den Mannheimer Muscheln haben sie eine länglichere Form und eine bedeutend dickere Schale mit deutlich sichtbaren Jahresringen, die eine dunkle, schmutzige Färbung zeigt und in der Gegend des Wirbels stark abgeschliffen ist, so daß nie — selbst nicht beim jungen Tier — eine Embryonalschale mehr zu sehen ist. Auch bei ihnen ist der Schild verhältnismäßig stark ausgebildet und läßt an seiner höchsten Spitze eine deutliche Ecke erkennen, während hier die Linie des Schloßbandes weit mehr horizontal verläuft. Abgesehen von der Ecke des Schildes ähnelt die Umrißlinie der Schale mit dem flacheren Unterrand sehr einer Ellipse, da das Hinterende noch nicht, wie wir es bei den nächsten Formen kennen lernen werden, zu einem typischen »Schnabel« ausgezogen ist. Die tiefste Stelle des Unterrandes liegt wieder etwa in der Mitte, während das Lot vom

Wirbel auf die Längsachse diese innerhalb ihres vorderen Drittels trifft. Wie Fig. 4 erkennen läßt, liegt auch hier wieder die Stelle der stärksten Wölbung der Schale in der Mitte der Längsachse, doch verläuft die Wölbung von diesem Punkte aus nach hinten zu flacher als nach dem Vorderende, wodurch eine geringe Verschiebung des Schwerpunktes nach vorn bedingt wird. Die Länge des Tieres überschreitet kaum 10 cm und die Höhe selten 5,5 cm. Die Dicke der Tiere variiert

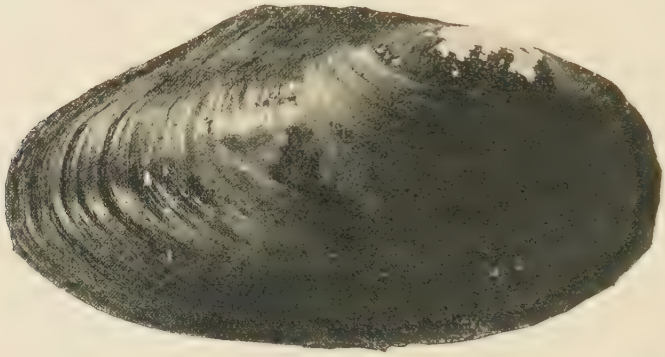

Fig. 3.
Anodonta cygnea L. aus Cölbe. Von der Seite. Natürl. Größe.

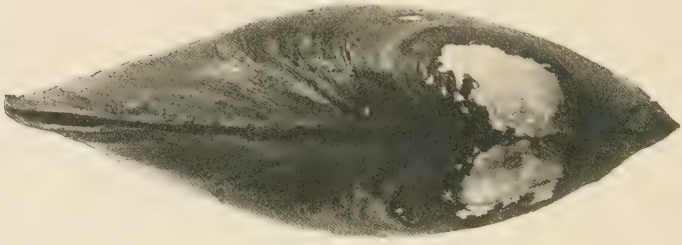

Fig. 4.
Dieselbe von oben. Natürl. Größe.

und ist durchschnittlich 3,5—4 cm. Auch bei dieser Form ist mir ein erheblicher Dickenunterschied zwischen männlichen und weiblichen Individuen nicht aufgefallen, doch möchte ich einen solchen nicht unbedingt leugnen. Von den Muscheln dieses Fundortes standen mir zur Untersuchung 58 Exemplare zur Verfügung. Davon erwiesen sich 36 Tiere als weiblich und 22 als männlich. Hier genau so wenig wie unter den Mannheimer Muscheln konnte eine Zwitterform festgestellt werden. Auffällig bei dieser kleinen Zahl von untersuchten Individuen

muß das recht starke Überwiegen der Weibchen gegenüber den Männchen erscheinen. Auch diese Tiere waren stark verseucht durch *Spirochaeta anodontae* und schienen auf dem Aussterbeetat zu stehen, denn obwohl das Altwasser, aus dem sie stammten, reichlich Fische enthielt, so waren doch Jugendstadien nur in ganz geringer Menge vorhanden. Die von mir zur Untersuchung verwandten ganz jungen Tiere stammten alle aus der fließenden Lahn, zeigten aber keinerlei Unterschiede von denen aus dem Cölber Altwasser.

3) Schon äußerlich, der Größe nach, sehr verschieden von diesen beiden Formen waren die Tiere meines dritten Fundortes, eines Altwassers der Ohm bei Anzefahr (Fig. 5 und 6). Diese Muscheln erreichten meist eine sehr beträchtliche Größe, sie waren bis zu 18 und 19 cm lang. Ihre Höhe überschritt selten 8 cm, während ihre Dicke zwischen 4,5 und 6 cm schwankte. Die in die Länge gestreckte Schale war von mittlerer Stärke und gewöhnlich dunkelgrün mit deutlich sichtbaren Jahresringen.

Das charakteristische Unterscheidungsmerkmal dieser Form von den beiden zuvor besprochenen besteht neben ihrer Größe in der außerordentlich starken Verlegung des Wirbels nach vorn. Das Lot von diesem Punkte aus trifft die Längsachse gerade auf der Grenze des vorderen Viertels. Ein Schild ist ebenfalls vorhanden, doch zeigt er sich stark reduziert. Der Verlauf des Schloßbandes vollzieht sich noch mehr in horizontaler Richtung, nahezu parallel mit dem geraden Unterrand, der sich sogar (Fig. 5) ein wenig nach oben ausgebuchtet zeigt. Das Vorderende der Schale ist beinahe kreisförmig, während das Hinterende zu einem deutlichen »Schnabel« ausgezogen erscheint. Die Stelle der stärksten Schalenwölbung liegt auch hier beinahe in der Mitte der Längsachse, zeigt aber schon eine kleine Verschiebung nach dem Vorderende, wodurch eine noch merklichere Verschiebung des Schwerpunktes nach vorn bewirkt wird, als wir sie bei den vorhin besprochenen Tieren konstatierten. Der »Schnabel« hat seine am weitesten vorragende Stelle etwa in der Nähe der Mittelachse des Tieres, wo die Umrißlinie eine deutliche Ecke aufweist, der ein Stück weiter oben, in der Nähe des Schildansatzes eine zweite mehr oder weniger deutliche folgt. — Auch diese Form muß mit dem Namen *Anodonta cygnea* L. belegt werden und entspricht etwa der von Rossmässler als *A. cellensis* in der »Iconographie« (Taf. XIX, Fig. 280) abgebildeten Muschel. Der recht tiefe, stark mit faulenden Substanzen und Steinen durchsetzte Schlamm ist wohl die Veranlassung dafür, daß hier die meisten Individuen in der Nähe des Wirbels oft außerordentlich stark beschädigt

waren und meist sehr starke Verletzungen des Periostracums aufwiesen. Auch diese Tiere schienen auszusterben, denn, obwohl ich den Tümpel

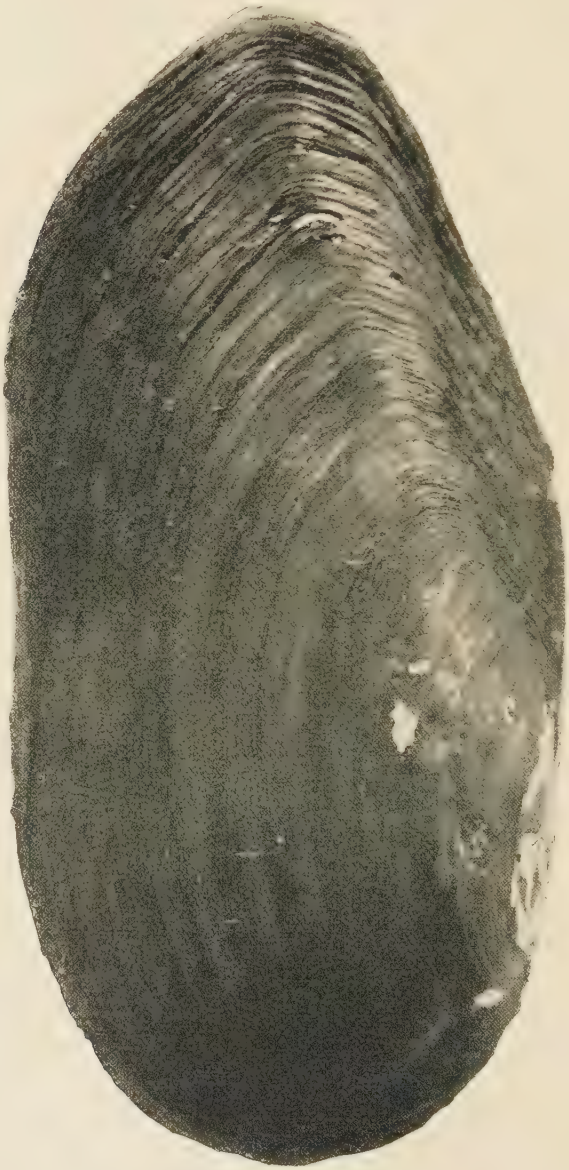

Fig. 5.
Anodonta cygnea L. aus Anzefahr. Von der Seite. Natürl. Größe.

fast vollkommen ausfischte, fand ich nicht ein einziges Exemplar, das kleiner als 10 cm gewesen wäre. Etwa 30 dieser Muscheln konnte ich

genauer auf das Geschlecht hin untersuchen und fand bei zweien nur ein Ovarium mit Eiern angefüllt, während alle übrigen Individuen — ich stellte meine Beobachtungen gegen Anfang November an — neben den Eiern noch reife und wohlausgebildete und bewegliche Spermatozoen in großer Menge aufwiesen, also Zwitter waren. — *Spirochaeta anodontae* fand ich hier nur ganz vereinzelt bei wenigen Individuen.

Fig. 6.
Dieselbe von oben. Natürl. Größe.

4) Der vierte Fundort, dem ich Muscheln zur Untersuchung entnahm, war ein Altwasser der Lahn bei Ruthershausen. Es wird durch eine Straße in zwei ungleiche Teile geteilt und liefert zwei der Schale nach nicht vollkommen übereinstimmende Formen. Die eine (Fig. 7 und 8, S. 24) stammt aus dem größeren der beiden Tümpel, der reichlich Fische enthält und verhältnismäßig wenig mit Wasserpflanzen durchsetzt ist. Die darin enthaltenen Tiere sind ziemlich zahlreich und ähneln in der Größe sehr denen aus Anzefahr, mit denen sie auch in der Form fast vollkommene Übereinstimmung zeigen. Sie unterscheiden sich von diesen ein wenig dadurch, daß sie nicht ganz so stark in die Länge gestreckt erscheinen und einen etwas mehr abgerundeten Schnabel besitzen, dessen vorspringende Ecke meist um ein Geringes unterhalb der Mittellinie liegt.

Ihr Schild ist nicht so stark reduziert und zeigt eine eigentümlich geschwungene Form, wodurch das Hinterende im ganzen mehr abgerundet erscheint. Wie gesagt, sind diese Unterschiede nur von untergeordneter Bedeutung.

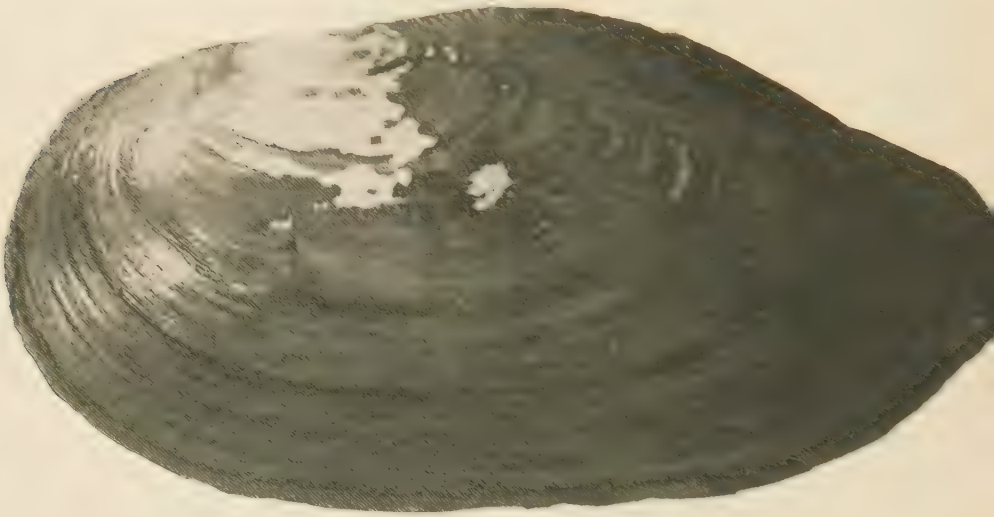

Fig. 7.
[illegible]

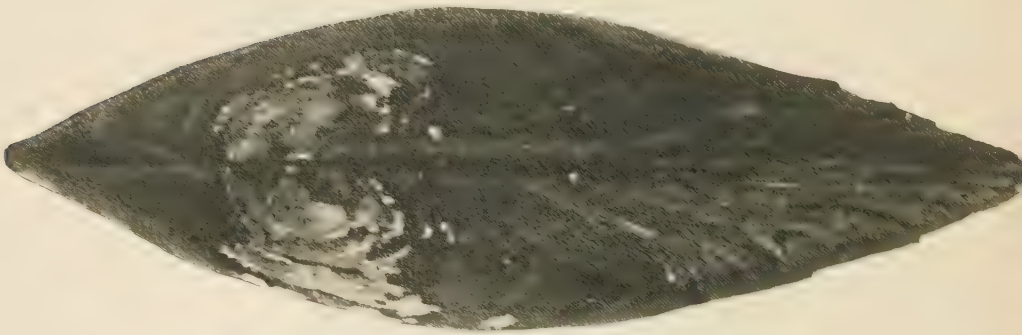

Fig. 8.
[illegible]

Auch diese Tiere sind stets stark am Wirbel verletzt. Ihre Länge bewegt sich im allgemeinen zwischen 12 und 15 cm, ihre Höhe zwischen 6 bis 8 cm. Die durchschnittliche Dicke beträgt 4 bis 5,5 cm und zeigt oft bedeutende Schwankungen, die leicht in die Versuchung führen

konnten, an einen Geschlechtsdimorphismus zu glauben. Allerdings wird diese Annahme bald als unmöglich ersichtlich, wenn man das Geschlecht der Tiere genauer untersucht. Von den 90 mir zur Verfügung stehenden Tieren konnten 6 als Weibchen erkannt werden, während die 84 andern Zwitter waren. Auch hier haben wir es wieder mit einer *Anodonta cygnea* zu tun, die als identisch anzusehen wäre mit der Rossmässlerschen *Anodonta ponderosa* (Icon. Taf. XX, Fig. 282).

Die Muscheln aus dem andern kleineren Teile des Ruthershausener Altwassers (Fig. 9 und 10) bieten ein etwas andres Bild.

Ihr Hauptunterscheidungsmerkmal von den übrigen Formen besteht in ihrer beträchtlich stärkeren Schalenwölbung, die verbunden ist mit einer noch auffälligeren Schwerpunktsverlagerung nach dem Vorderende. Das Lot vom Wirbel auf die Längsachse trifft diese hier sogar innerhalb ihres vorderen Viertels. Die Schalenhöhe ist größer als bei den übrigen Formen, wodurch ein massigeres Aussehen des Tieres bewirkt wird. Eine Ähnlichkeit dieser Form mit den Muscheln aus Anzefahr, die sich auch ausspricht in dem auffällig geformten Schild, ist nicht zu leugnen. Es muß noch aufmerksam gemacht werden auf die abgerundete Form des Schnabels (Fig. 9) und die starke Aufbiegung des geraden unteren Schalenrandes nach dem Hinterende zu, wodurch die untere Ecke des Schnabels besonders stark hervortritt.

Die durchschnittliche Länge der Muscheln beläuft sich auf etwa 17 cm und darüber, ihre Höhe auf 7 bis 8,5 cm, während ihre Dicke zwischen 5 und 6,5 cm schwankt. Sie kommen in ihrem stark zugewachsenen Tümpel, der nicht vollkommen von Fischen entblößt ist, nur in sehr geringer Menge vor. Im ganzen konnte ich 10 Exemplare fangen, die sich durchgehend als Zwitter erwiesen. Auch hier scheinen die Tiere auf dem Aussterbeetat zu stehen, während ich im andern Teil des Tümpels noch verhältnismäßig junge Tiere vorfand. In beiden Formen zeigten sich nur sehr vereinzelt Spirochaeten. Daß wir es bei der letzteren Form ebenfalls zu tun haben mit einer *Anodonta cygnea* L., ist wohl selbstverständlich. Auch sie ähnelt im übrigen der *Anodonta cellensis* Rossmässlers (»Iconographie« Taf. XIX, Fig. 280).

5) Der fünfte Fundort lieferte sehr interessante Befunde. Es ist — richtiger: »war« — ein Altwasser der Lahn bei Marburg selbst mit dem Namen »Schützenpfuhl«. Dieser früher recht große Tümpel ist seit einiger Zeit stark verkleinert und wird nun durch Ausfüllungsarbeiten vollkommen verseucht, so daß fast alle Muscheln eingehen. Die hier gefundenen Exemplare zeigen sehr große Ähnlichkeit mit den Tieren

aus Anzefahr und Ruthershausen, nur ist ihre Schale dünner, heller in der Farbe und nicht ganz so stark abgeschliffen und verletzt als bei den andern. Es erübrigt sich daher, eine genaue Beschreibung dieser

Fig. 9.

Anodonta cygnea L. aus Ruthershausen. Von der Seite. Natürl. Größe.

Form zu geben, und es sei nur aufmerksam gemacht auf die sehr starke und auffällige Ausbildung der beiden Ecken des Schnabels. Auch hier fällt der Schnittpunkt des Lotes mit der Längsachse in deren vorderes Viertel. Die Jahresringe sind sehr deutlich ausgeprägt, und die Wölbung der Schale ist ungefähr von derselben Gestalt und Stärke wie bei den Muscheln aus Łazefahr. Die Tiere erreichten mit zu den größten hier vorkommenden Formen und erreichten oft eine Länge von 20 cm und darüber. Durchschnittlich waren sie allerdings nur 13 bis 17 cm lang und 6 bis 7 cm hoch, während ihre Dicke zwischen 5 und 8 cm schwankte. Jungbrut war in der letzten Zeit nicht mehr zu konstatieren infolge der Versalzung des Wassers. Manche Individuen waren sehr stark durchsetzt mit Sporocysten. Alle aus diesem Fundort stammenden Tiere die untersucht und beobachtet wurden, waren Zwitter. In keinem einzigen Fall konnte Getrenntgeschlechtlichkeit nachgewiesen werden. Systematisch wäre auch diese Form zu *Anodonta cygnea* L. zu rechnen und ihrer Schalenform nach müßte sie zu

Fig. 10.
Dieselbe von oben. Natürl. Größe.

Rossmässlers *Anodonta cellensis* (Iconographie Taf. XIX, Fig. 280) zu stellen sein.

Fassen wir noch einmal allgemein die hier niedergelegten Befunde zusammen. Einmal finden wir unter den Anodonten im fließenden Wasser Formen, die getrenntgeschlechtlich sind und eine gleiche Anzahl von Männchen und Weibchen aufweisen (vgl. Anodonten aus dem Mannheimer Floßhafen). Unter den Anodonten im stehenden Wasser stoßen wir 1) auf Formen, die denen des fließenden äußerlich fast vollkommen gleichen, ebenfalls getrenntgeschlechtlich sind, aber im Gegensatz zu diesen ein Überwiegen der Weibchen gegenüber den Männchen zeigen (vgl. Anodonten aus Cölbe), 2) auf Formen, die sich durch besondere Größe auszeichnen und neben fast lauter zwittrigen Vertretern nur selten Weibchen aufweisen (vgl. Anodonten aus Anzefahr und Ruthershausen) und 3) auf Formen, die mit den vorigen an Größe übereinstimmen, aber neben den Zwittern keine Weibchen aufweisen (vgl. Anodonten aus dem Schützenpfuhl). In systematischer Hinsicht gehören nach den gegenwärtigen Anschauungen alle vier Gruppen in die Rubrik: *Anodonta cygnea* L.

Welche Folgerungen müssen nun wir aus diesem Tatsachenbestand ziehen? Zunächst steht wohl das eine fest: Die Getrenntgeschlechtlichkeit ist nicht ohne weiteres als der reguläre Zustand des Geschlechtsapparates bei *Anodonta* zu bezeichnen, denn es wird kaum möglich sein, ein derartiges häufiges und regelmäßiges Auftreten von Hermaphroditen unter den Anodonten zu erklären als eine zufällige und gelegentliche Erscheinung ohne prinzipielle Bedeutung. Hier scheint eine Regelmäßigkeit vorhanden zu sein, ein Kausalzusammenhang. Ein Versuch, dem nachzuspüren, soll die Aufgabe des nächsten Abschnittes sein.

B. Versuch einer theoretischen Verknüpfung der gefundenen Daten.

Es ist eine längst bekannte Tatsache, daß der Standort einer Muschel von außerordentlich großem Einfluß ist auf deren Ausbildung; besonders in bezug auf die Schale ist das von Clessin, Hazay, Buchner usw. stets hervorgehoben worden. Sehen wir uns nun die Fundorte der von uns untersuchten Muscheln einmal genauer an. Die getrenntgeschlechtliche Form des Mannheimer Floßhafens ist, wie wir schon oben feststellten, eine typische Flußform und sie findet sich tatsächlich im fließenden Wasser. Alle andern dagegen entstammten stehenden Altwässern. Bis auf die Muscheln des Cölber Wassers repräsentieren auch wirklich alle in den Grundzügen den Typ der eigent-

lichen »Teichmuschel«. Die Cölber Tiere dagegen zeigen äußerlich schon, in der Schale, eine vollkommene Übereinstimmung mit den Anodonten der fließenden Lahn. Wie sind diese Tatsachen zu erklären? Wir haben also einmal eine Form des fließenden Wassers, die getrenntgeschlechtlich ist, und unter den Muscheln aus stehenden Teichen eine Form, die fast vollkommen übereinstimmt mit der Flußform, die ebenfalls getrenntgeschlechtlich ist, und dann eine Reihe von Formen, die sich schon äußerlich stark unterscheiden von der Flußform, und bei denen der Hermaphroditismus die Regel bildet oder mindestens bei weitem vorherrscht gegenüber dem Gonochorismus. Eine genauere Untersuchung der Fundorte konnte hier weitere Klarheit bringen. Alle oben erwähnten Altwässer standen gar nicht mehr oder nur sehr mittelbar in Verbindung mit dem fließenden Wasser. Auf jeden Fall war ein Überwandern von ausgewachsenen Muscheln aus dem Fluß in die Teiche nach deren Abschnürung nahezu unmöglich, wenn nicht ein sehr starkes Hochwasser mit beigetragen hätte, eine Voraussetzung, die für unsre Beobachtungen nicht in Frage kommt. Die Tiere mußten also, seit sie vom Fluß getrennt waren, sich vollkommen rein fortgepflanzt und also eine dem Aufenthaltsort angepaßte selbständige Entwicklung genommen haben. Da die Fundorte der verschiedenen Formen biologisch fast vollkommen das gleiche Bild zeigten — abgesehen höchstens von einem mehr oder minder üppigen Pflanzenwuchs —, so konnte der Grund für eventuelle Verschiedenheiten nur gesucht werden in der Verschiedenheit des Zeitpunktes, seit dem die Altwasser entstanden waren.

Das muß vielleicht hier noch gleich eingeschoben werden: es ist mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, daß alle die untersuchten Teichformen tatsächlich sich herleiten müssen aus den in der freien Lahn vorkommenden Anodonten. An eine Übertragung aus andern Teichen durch Wasservögel usw. ist nicht zu denken, wenn man die kurze Entstehungszeit der Teiche in Betracht zieht und die oft recht große Menge an darin enthaltenen Muscheln.

Die Entstehungszeit mußte also wohl hier ihre Bedeutung haben, und diese Vermutung wurde auch tatsächlich bestätigt. Es stellte sich heraus, daß das Altwasser bei Cölbe vor ungefähr 27 Jahren entstanden war anläßlich eines Bahnbaues. Durch einen Eisenbahndamm war es von der fließenden Ohm abgeschnitten worden. Ebenso ließ sich auch feststellen, daß die »alte Ohm« bei Anzefahr in ähnlicher Weise ihre Entstehung genommen hatte. Im Jahre 1863, also vor 50 Jahren, gab ein Durchstich an jener Stelle Veranlassung zu ihrer

Bildung, wie sich aus den Rechnungsbüchern der Gemeinde Anzefahr nachweisen ließ. Noch älter als diese beiden Altwässer sind die bei Ruthershausen. In den Jahren 1850 bis 1852 etwa wurden sie von der Lahn abgetrennt durch den Bahnbau der Strecke Frankfurt (Main)—Kassel. Die Entstehungszeit schließlich des Schützenpfuhls bei Marburg ließ sich nicht mehr genau feststellen. Bemerkungen in einer Chronik waren nicht aufzufinden, und selbst das Stadtarchiv wußte keine nähere Auskunft zu geben. Die Tatsache aber der Ausgrabung eines alten Wehrs, das mit dem Schützenpfuhl, einem früheren Mühlgraben, in Verbindung zu bringen ist, und auch Andeutungen, die sich in den Büchern des Fischereivereins vorfanden, lassen mit Bestimmtheit darauf schließen, daß dieses Altwasser als stehendes Gewässer seit mindestens 300 Jahren besteht. Die Zahl 300 ist vielleicht eher etwas zu niedrig gegriffen als zu hoch, reicht aber vollkommen aus, uns die nötige Aufklärung in unsrer Frage zu geben.

Fassen wir unter diesem neuen Gesichtspunkt die erlangten Ergebnisse zusammen. Die Anodonten des fließenden Wassers — die Tiere aus dem Mannheimer Floßhafen sowohl wie aus der Lahn — erweisen sich als durchgehend gonochoristisch mit gleich viel Männchen und Weibchen. In Cölbe waren die Muscheln seit etwa 27 Jahren vom fließenden Wasser getrennt. Ihre Schalenform gleicht noch fast vollkommen der der Flußformen. Auch sie sind durchgehend getrenntgeschlechtlich, zeigen aber ein Überwiegen der Weibchen gegenüber den Männchen. Die seit etwa 50 Jahren vom Fluß abgeschnittenen Tiere in Anzefahr repräsentieren schon äußerlich den Typ der »Teichmuschel«, sind in der Regel hermaphrodit und weisen nur ganz selten daneben noch rein weibliche Exemplare auf. Fast ganz dieselben Verhältnisse treten uns auch entgegen bei den Muscheln aus der alten Lahn bei Ruthershausen, einem Wasser, das seit etwa 60 Jahren nicht mehr mit dem Fluß in Verbindung steht. Und schließlich finden wir in dem seit rund 300 Jahren als Teich bestehenden Schützenpfuhl nur zwittrige Tiere, ohne die geringste Andeutung von Getrenntgeschlechtlichkeit.

Diese Tatsachen können keine Zufälligkeiten darstellen, hier scheinen einige Stadien einer Entwicklungsreihe vorzuliegen. Versuchen wir, sie aufzudecken. Wir können verfolgen, wie aus den getrenntgeschlechtlichen Tieren des Flusses, die unter die veränderten Lebensbedingungen des stehenden Wassers gebracht werden, allmählich, aber doch in einem verhältnismäßig sehr kurzen Zeitraum Hermaphroditen entstehen. Wir haben hier gewissermaßen die verschiedenen aufein-

anderfolgenden Phasen eines Experimentes gleichzeitig nebeneinander vor uns. Wir sehen, wie nach und nach im stehenden Wasser die Zahl der Männchen gegenüber derjenigen der Weibchen abnimmt und dann plötzlich Hermaphroditen auftreten, wie dann allmählich die Zahl der neben den Zwittern noch vorkommenden Weibchen zurückgeht, und wie schließlich wir zu rein zwittrigen Formen in schon sehr lange bestehenden toten Wässern kommen.

Auf Grund der oben angeführten Beobachtungen ist es wohl klar, daß wir hier eine Umbildung des Geschlechtsapparates vor uns haben, daß sich die Getrenntgeschlechtlichkeit als der Normalzustand erweist für die im fließenden Wasser lebenden Anodonten, während die des stehenden Wassers hermaphrodit sind. Diese Umwandlung vom Gonochorismus zum Hermaphroditismus ist wohl auf Grund des angeführten Tatsachenmaterials als erwiesen anzusehen. Eine Nachprüfung an den Verhältnissen andrer Flußgebiete wäre dazu angetan, diesen Befund weiter zu stützen. Bislang war es nur wegen Materialmangels noch nicht möglich, diese Bestätigung zu liefern, doch hoffe ich bestimmt, das später noch nachholen zu können.

Über die Art und Weise, wie sich die oben angeführte Umwandlung nun tatsächlich vollzieht, vermag ich gegenwärtig noch keine Auskunft zu geben, denn es fehlte mir bisher noch vollkommen an Jugendstadien der Zwitterformen. Ich muß mich darauf beschränken, diese Umwandlung zu konstatieren und meine Folgerungen daraus zu ziehen. Eine dieser Folgerungen wäre, daß der Genitalapparat der Lamellibranchiaten als verhältnismäßig sehr primitiv anzusehen ist, denn solch tiefgreifende Umwälzungen in derartig kurzer Zeit wären an einem kompliziert gebauten Organsystem kaum denkbar. Diese Primitivität des Organes wird auch noch aus der Betrachtung seiner Anatomie im zweiten Teil der Arbeit erhellen. Was aus unserm Befunde zu folgern wäre für die Funktion des Geschlechtsapparates, wird im letzten Abschnitt der Arbeit seine Erwähnung finden. Nur das eine sei hier noch gebracht: diese eigentümlichen Verhältnisse des Geschlechtsapparates geben uns auch die Erklärung für die zahlreichen Widersprüche, die über diese Frage in der Literatur stets herrschten. Alle Angaben, die über den Zustand der Genitalorgane bei *Anodonta* gemacht wurden, ließen den Fundort der Tiere außer Beachtung und konnten aus diesem Grunde keine Klarheit über die Sachlage bringen.

Uns soll hier nur noch eine Frage beschäftigen, die nach den Ursachen der festgestellten Umwandlung. Inwiefern hat das Überführen

der Tiere aus dem fließenden Wasser in stehende Tümpel einen Einfluß auf deren Geschlechtsapparat. Schon oben wurde darauf hingewiesen, daß der Einfluß des stehenden Wassers auf die Schalen der Muscheln eine längst bekannte Tatsache ist. Und daß eine solche Beeinflussung eintritt, ist leicht verständlich, wenn man bedenkt, daß hier eine direkte Berührung und eine starke Abhängigkeit vorhanden ist. Es wäre auch zu verstehen, daß der Zustand des Wassers von Einfluß etwa wäre auf die Färbung der Weichteile der Muschel, denn auch hier ist eine innige Berührung vorhanden, selbst eine Gestaltsveränderung der Kiemen wäre aus diesen Gründen verständlich. Aber inwiefern das Leben im stehenden Wasser von Einfluß auf den Geschlechtsapparat einer Muschel sein und eine derartige Umwandlung bewirken kann, muß uns zunächst doch Wunder nehmen. Auch ich möchte nicht den Anschein erwecken, als sei ich in der Lage, nun eine vollkommen genügende Erklärung und Lösung dieser Frage zu geben. Dazu bedarf es experimenteller Untersuchungen und biologischer Beobachtungen, die sich auf längere Zeiträume erstrecken, und die anzustellen, mir nicht möglich war. Ich möchte aber doch versuchen, einen Weg zur Lösung der Frage ausfindig zu machen, theoretisch eine Klärung des Problems zu geben, ohne mich dabei auf eine vollkommen festliegende Ansicht zu versteifen. Es ist wohl anzunehmen, daß die Beschaffenheit — die chemische wie die physikalische — des stehenden Wassers nicht direkt — etwa chemotaktisch — einen Einfluß haben kann auf den Geschlechtsapparat, denn einmal sind die Unterschiede zwischen fließendem und stehendem Wasser nur gering und andrerseits sind Berührungspunkte zwischen Wasser und Geschlechtsapparat ja kaum vorhanden. Ein Einfluß des umgebenden Wassers wäre also nur denkbar in bezug auf die Funktion des Genitalapparates und hier wieder höchstwahrscheinlich nur auf den Akt der Befruchtung. Ich will mich hier nicht weiter einlassen auf die bis heute noch nicht gelöste Frage nach dem Ort der Befruchtung usw. Es genügt uns zunächst die Feststellung, daß bei den getrenntgeschlechtlichen Flußformen eine Befruchtung der Weibchen durch ein männliches Individuum vor sich gehen muß, und zwar, da keine besonderen Begattungswerkzeuge vorhanden sind, durch die Vermittlung des Wassers, in dem die Tiere leben. Wie sich in dieser Beziehung die zwittrigen Formen verhalten, davon wird noch im Schlußkapitel die Rede sein. Für uns genügt zunächst die Feststellung — und diese Tatsache ist wirklich unbestreitbar —, daß das Wasser bei der Befruchtung wenigstens der getrenntgeschlechtlichen Formen von großer Bedeutung ist. Wir wissen, daß das Männchen seine reifen Spermatozoen

mit dem Atemwasser entleert, daß sie in dem umgebenden Wasser weitergetragen werden und sich darin bewegen, und daß sie schließlich mit dem Atemwasser in das Weibchen gelangen, wo sie — gleichgültig an welcher Stelle — die Befruchtung der reifen Eier bewirken. Für uns ist nun wieder von besonderer Bedeutung, in welcher Weise das umgebende Wasser bei dem Transport des Spermas beteiligt ist. Gelangen die Spermatozoen hin zu dem Weibchen durch die Kraft ihrer Eigenbewegung, oder ist dabei eine Wasserströmung notwendig oder doch wenigstens von Vorteil? Sicherlich wirken diese beiden Momente zusammen, doch ist wohl anzunehmen, daß die Eigenbewegung der Spermatozoen hier eine untergeordnete Rolle spielt. Sie ist — das lehrt uns schon die Beobachtung des lebenden Spermas unter dem Mikroskop — sicher nicht ausreichend, um über eine größere Strecke hin das Spermatozoon zu befördern, besonders wenn man die Geschwindigkeit der Vorwärtsbewegung allein ins Auge faßt, ohne sich durch die Oszillationen beirren zu lassen. Und noch eins kommt hinzu, was uns veranlassen muß, der Eigenbeweglichkeit des Spermas hier eine geringere Bedeutung beizumessen. Es ist die Beobachtung, die schon v. Hessling (29) an der Flußperlmuschel machte, daß nämlich das vom Männchen ausgestoßene Sperma sich nicht ohne weiteres mit dem umgebenden Wasser mischt, sich in diesem nach allen Seiten verteilt, sondern daß es sich oft lange Zeit in Form von Wolken schwebend erhält, die dann, wie v. Hessling beobachtete, von der Strömung weitergetragen werden und mit dem Atemwasser in die Kieme des Weibchens gelangen. Auf Grund dieser Beobachtungen glaube ich wohl berechtigt zu sein zu der Annahme, daß der Transport der Spermatozoen vom männlichen zum weiblichen Tier weit mehr auf Rechnung von Strömungen im umgebenden Wasser als der Eigenbeweglichkeit des Spermas zu setzen ist. Die Strömungen des umgebenden Wassers zerfallen wieder in zwei Arten: einmal in die Strömung des Flusses selbst und dann in die feinen durch das Atmen der Muscheln bedingten Strömungen. Diese letzteren sind im Gegensatz zu den ersteren gering und kommen daher nur in zweiter Linie in Betracht; die Hauptarbeit bei dem Transport des Spermas fällt also ohne Zweifel der Strömung des Flusses zur Last.

Wie werden sich nun die Verhältnisse gestalten für die im stehenden Wasser lebenden Anodonten? Hier ist keinerlei deutlich merkbare Strömung vorhanden. Ich erinnere nur an die kleinen Tümpel mit oft stark mit Strauchwerk zugewachsenen Ufern, die selbst bei einem starken Sturm kaum eine oberflächliche Bewegung des Wassers zeigen,

in denen aber unter Umständen die Anodonten oft recht gut gedeihen. Eine geringe Wasserbewegung wird ja auch hier wohl bewirkt durch darin befindliche Fische, doch ist diese zweifellos kaum in Betracht zu ziehen wegen ihrer geringen Stärke und Unregelmäßigkeit. Daß sie zudem durch die in solchen Tümpeln stets recht häufig auftretenden Wasserpflanzen stark gedämpft wird, ist ein weiterer Punkt, der hier mit hereinspricht. Es läßt sich also nicht leugnen, daß bei der großen Bedeutung der Wasserbewegung für die Befruchtung der Anodonten die im stehenden Wasser lebenden Tiere unter weit ungünstigeren Verhältnissen sich befinden müßten als die im Flusse lebenden, wenn sie nicht selbst Abhilfe schaffen könnten. Und als solch eine Abhilfe wäre die hermaphrodite Anlage des Geschlechtsapparates verständlich. Ich möchte nicht ohne weiteres hier der Selbstbefruchtung dieser Zwitter das Wort geredet haben, — diese Frage wird im letzten Kapitel der Arbeit ihre Behandlung noch kurz finden, obwohl ich sie, wie ich gleich hier bemerken will, nicht geradezu leugnen möchte. Aber auch so liegen ja die Vorteile auf der Hand, die unter den gegebenen Verhältnissen ein hermaphrodit angelegter Geschlechtsapparat für die Erhaltung der Art haben muß, wenn wir eine Wechselbefruchtung annehmen. Bei Tierformen mit langsamer Ortsbewegung, bei denen die Befruchtung so stark von Zufälligkeiten abhängt wie bei den Muscheln im stehenden Wasser, muß es als ganz bedeutender Vorteil angesehen werden, wenn die Zahl der weiblichen Tiere eine möglichst große ist. Und diese Forderung ist im höchsten Maße erfüllt bei einer hermaphroditen Anlage des Geschlechtsapparates, denn hier ist die Zahl der weiblichen Tiere ebenso wie die der männlichen gerade so groß als die der Individuen überhaupt. Und noch ein Punkt: wenn bei einer gonochoristischen Form zwei Individuen zusammentreffen, so ist nur in der Hälfte aller Fälle eine Begattung möglich, denn die Wahrscheinlichkeit, daß die beiden zwei Männchen oder zwei Weibchen sind, ist genau ebenso groß wie die, daß ein Männchen und ein Weibchen zusammentreffen. Es ist dagegen bei einer hermaphroditen Form stets eine Befruchtung möglich. Ja, selbst wenn nur ein einziges Individuum vorhanden ist, so wäre sehr wohl noch die Aushilfe der Selbstbefruchtung denkbar, damit die Art erhalten bliebe.

Wenden wir diese Betrachtung noch einmal speziell auf unsre Muschel an. Die Möglichkeit einer Befruchtung getrenntgeschlechtlicher Tiere im stehenden Wasser ist nach dem Vorhergesagten zweifellos sehr gering, denn besonders da bisher eine Annäherung zwischen männlichen und weiblichen Individuen zum Zwecke der Befruchtung nicht

beobachtet werden konnte, in sehr vielen Fällen, selbst bei der Annahme, daß die Tiere nahe beieinander säßen, wird der Weg, den die Spermatozoen vom männlichen Individuum zum weiblichen zurücklegen müßten, unüberwindlich groß sein. Anders jedoch werden sich die Verhältnisse gestalten, wenn wir es mit Zwittern zu tun haben. Hier wird ein Transport des Spermas von einem Individuum zum benachbarten viel leichter möglich sein; und damit wäre eine regelmäßige Befruchtung weit besser gewährleistet als im andern Fall.

Daß die hier angestellten Betrachtungen zu keinem sicheren Ergebnis kommen konnten, war schon von vornherein klar. Um dahin zu gelangen, bedarf es genauer Nachprüfungen und Erweiterungen besonders mit Hilfe langwieriger Experimente.

C. Folgerungen in bezug auf die Systematik.

Die oben gebrachten Darlegungen gaben Veranlassung zu Folgerungen auch in bezug auf die Anodontensystematik. Wer die enorme Literatur über dieses Gebiet kennt, wird verstehen, daß sie nur mit Auswahl benutzt werden konnte. Auf Einzelheiten mich einzulassen, konnte auch nicht meine Absicht sein, sondern es galt für mich nur, die neuen Befunde womöglich für die hier vorhandenen Streitfragen prinzipieller Natur nutzbar zu machen. Zu diesem Zweck wird es notwendig sein, einen ganz kurzen Überblick zu geben über die Entwicklung der Anodontensystematik.

Form und Beschaffenheit der Schale waren stets die Hauptanhaltspunkte für den Systematiker. Nur hie und da (vgl. Rossmässler) wurde daneben noch Wert gelegt auf die Farbe der Weichteile, ein Kriterium, das aber, wie Buchner (11) nachwies, nicht sehr brauchbar ist, da das umgebende Wasser außerordentlich großen Einfluß auf die Färbung des Tieres hat. Wir werden sogleich sehen, wie in neuester Zeit die Stellung der Forscher zu dem alten Hauptcharakteristikum eine andre geworden ist.

Auf Grund von Schalenmerkmalen hatte Linné zwei Arten von Teichmuscheln aufgestellt: *Mytilus cygneus* und *Mytilus anatinus*, die Draparnaud zu einer einzigen Grundform vereinigte (*Anodontides variabilis*). Diese Ansicht erlangte keine allgemeine Anerkennung, und in der Folge ging der Gesichtspunkt, daß die Systematik die Aufgabe habe, die verschiedenen Tierarten und -species zu vereinen unter höheren durchgreifenden Gesichtspunkten, mehr und mehr verloren. Er wich zurück vor dem Bestreben, immer neue Arten und Species ausfindig zu machen und mit Namen zu belegen, im Grunde genommen vor allem

zu dem Zweck, ein großes Sammlungsmaterial hübsch zu gliedern und zu etikettieren. Rossmässler (73) gibt in seiner »Iconographie der Land- und Süßwasser-Mollusken« eine Reihe hervorragender Abbildungen der verschiedenen Anodontenformen; ohne sich weiter auf deren Anatomie einzulassen, verlegt er sich rein auf eine Beschreibung der Schalen. Zur prinzipiellen Frage der Systematik nimmt er keine Stellung; ihm lag nur daran, die verschiedenen bekannten Arten abzubilden. — Kobelt (41) reduzierte zwar in seinem »Catolog der im europäischen Faunengebiet lebenden Binnenconchylien« die Zahl der guten Arten von *Anodonta* Cuvier auf fünf, nämlich:

A. cygnea L.,
A. cellensis Gmel.,
A. piscinalis,
A. anatina,
A. complanata Zgl.

mit einer großen Menge von Varietäten, erwähnt aber daneben noch 28 schlechte Arten. — Die Zahl der aufgestellten Arten, die bisweilen heute noch anerkannt werden, war unübersehbar groß. Westerlund stellte für die deutschen Gewässer 87 Arten fest, und Serrain beschrieb aus dem Main zwischen Hanau und Frankfurt 26 Arten (Israel). Eine Änderung, die schon, wie aus dem vorigen hervorgeht, von Kobelt angebahnt war, wurde bewirkt durch die Stellungnahme Clessins (14, 15). Dieser griff zurück auf die alte Draparnaudsche Ansicht, vereinigte fast alle die mannigfachen Formen unter einem Grundtyp, dem er den Namen *Anodontides mutabilis* gab, und ließ daneben nur *Anodonta complanata* Zgl. auf Grund ihrer anatomischen Unterschiede von den andern Formen als selbständige Species bestehen. Hazay (25) schloß sich ihm an, führte aber für *A. mutabilis* den alten Namen *Anodonta cygnea* L. wieder ein. Auch Buchner (11) vertrat denselben Standpunkt: er hielt ebenfalls *Anodonta cygnea* L. für die einzige systematisch haltbare Einheit, der als selbständige Species die wenig häufige *Anodonta complanata* Zgl. zur Seite tritt, die neben anatomischen Unterschieden auch eine etwas abweichende Glochidienform aufweist. Um eine Übersicht zu ermöglichen über das Formenchaos der *Anodonta cygnea*, versuchte er, fünf sogenannte »Variationszentren«, die schon Clessin hervorgehoben hatte, aufzustellen, um die sich all die mannigfachen Formen herumkristallisieren sollten. Er nannte als solche:

1) *A. cygnea* L. (typische Form),
2) Var. *cellensis* Schröt.,

3) Var. *piscinalis* Nils.,
4) Var. *anatina* L.,
5) Var. *lacustrina* Cless.

Es muß dabei hervorgehoben werden, daß er bei der Betrachtung dieser Formen auch einen gewissen Wert legt auf ihren Aufenthaltsort, obwohl ihm die Schalenform das Ausschlaggebende ist. Die Muscheln 1) und 2) sind die Formen des stehenden Wassers, 3) und 4) finden wir in langsam- bzw. schneller-fließendem Wasser, während 5) den Typ der größeren Seen repräsentiert. Es kann nicht meine Aufgabe sein, mich in alle Einzelheiten der Schalenverschiedenheiten einzulassen, doch soll darauf aufmerksam gemacht werden, daß die hier aufgestellten Typen in der Hauptsache den gleichnamigen von Rossmässler (Iconographie Heft I bis VI) abgebildeten und beschriebenen Formen entsprechen. Es bleibt mir daher nur noch übrig, die von mir untersuchten Tiere mit diesen Typen zu vergleichen. Wenn wir die im ersten Kapitel gegebenen Rossmässlerschen Bezeichnungen mit heranziehen, ergibt sich ohne weiteres, daß wir die Formen aus Anzefahr, Ruthershausen und dem Schützenpfuhl zum Typ *A. cygnea* L., Var. *cellensis* Schröt. rechnen müssen, daß die Cölber Tiere der Var. *anatina* L. zugehören — sie tragen eben noch vollkommen der Schale nach das Gepräge der Flußform — und daß die Muscheln aus dem Mannheimer Floßhafen als typische Vertreter der Var. *piscinalis* Nils. anzusehen sind.

Im Gegensatz zu den bisher erwähnten Autoren machte Haas (21) den Versuch, zwei Haupttypen von *Anodonta* aufzustellen: *A. cellensis* Schröt. und *A. piscinalis* Nils., die er allein auf Grund ihrer Schalenform auseinanderhalten wollte, eine Unterscheidung, die er heute selbst wieder aufgegeben hat. Außerdem machte er den Versuch, *Anodonta complanata* Ziegl. als selbständiges Genus wiederaufzustellen unter Anwendung des schon von Bourguignat eingeführten Namens »*Pseudanodonta*«. Ortmann (61, 62) erkennt wohl *A. complanata* auf Grund ihrer anatomischen Unterschiede von dem Cygneatyp als selbständige gute Art an, kann aber nicht die Berechtigung zur Aufstellung eines neuen Genus einsehen. Auch er vereinigt alle übrigen europäischen Anodontenformen unter den Typ der *Anodonta cygnea* L. Israel (34) schließt sich seiner Auffassung in allen Punkten an.

Analog den »Variationszentren« Buchners stellt er auch eine Reihe von Hauptformen auf, die mit jenen vollkommen übereinstimmen, nur kennt er noch eine Zwischenform zwischen dem Typ *cygnea* und *cellensis*, die er als *A. cygnea cellensis* Gm. bezeichnet. Er legt dabei

nur einen geringen Wert auf die Schalenbeschaffenheit — in der Hauptsache beschränkt er sich auf Angabe der Maßverhältnisse — und hält sich an den Aufenthaltsort der Tiere (a. a. O. S. 31).

Fassen wir kurz den heutigen Stand der Anodontensystematik zusammen. Fast durchweg besteht die Anschauung, daß wir es bei den europäischen Anodonten — anders liegt die Sache bei den in Amerika lebenden — hauptsächlich mit einer Art zu tun haben, der der Name *Anodonta cygnea* L. auf Grund des Prioritätsgesetzes beigelegt werden muß. Neben sie tritt als gleichfalls gute Art auf Grund geringer anatomischer Unterschiede und einer etwas verschiedenen Glochidienform die wenig verbreitete Form *Anodonta complanata* Ziegl. Diese letztere Form findet sich nur sehr selten in fließendem Wasser und zwar nur in Donau und Elbe. Alle übrigen mannigfachen Formen des fließenden und stehenden Wassers sind als zugehörig zu *Anodonta cygnea* L. anzusehen und kommen höchstens als Varietäten in Betracht.

Durch dieses Ergebnis, das bei weitem noch nicht allgemein anerkannt ist, — insbesondere verblieb die französische Schule immer noch ungefähr auf dem Standpunkt, daß jede etwas abweichende Schalenform anzusehen sei als Merkmal einer neuen Art, — war ja nun im großen und ganzen eine gewisse Vereinfachung und Übersichtlichkeit des Systems erreicht, aber es blieb immer noch das Chaos der *A. cygnea* L. bestehen, das keinerlei Übersicht gestattete. Bei der Aufstellung der beiden großen Gruppen *A. cygnea* und *A. complanata* hatte man sich allein gestützt auf anatomische Merkmale und nun griff man fast durchweg wieder zurück auf die Betrachtung der Schalen, um eine Gliederung in der *Cygnea*-Form zu bewerkstelligen. Daß daneben Buchner Rücksicht genommen hatte auf den Standort der Tiere und ebenso Israel in noch höherem Maße, wurde vorhin schon erwähnt.

Es muß nun aber noch auf die Stellung Hazays (25) in dieser Frage eingegangen werden, die — wie mir scheint — am meisten dazu angetan ist, uns einen klaren Überblick über die *Cygnea*-Form zu ermöglichen. Er legt bei seiner Beurteilung der Formen das Gewicht allein auf den Standort. Wir lesen (a. a. O. S. 190, Z. 8 v. u.): »Von den Anodonten ist *Anod. complanata* die eine Form, welche sich nicht an alle gegebenen Bedingungen anpaßt und sich nur unter besonders günstigen Existenzbedingungen behauptet, darum aber auch in ihrer Form mehr Beständigkeit aufweist. Alle anderen Gebilde dieses Genus mit mehr Anpassungsfähigkeit sind in ihren Formen äußerst variabel und gehören einer zweiten Art an. Sie sondern sich je nach der Wasser-

beschaffenheit in drei Gruppen und zwar: in den Typus des ruhigen, stehenden Wassers als *Cygnea cellensis*; in den Typus des fließenden Wassers als *piscinalis* mit ihrer rostralen Altersform und mit *anatina*, ihrer Verkümmerungsform; in den Typus der Gebirgsseewasser, die gedrängten, kurzen Formen mit engen Jahresringen, als *lacustrina* Clessin., welche, den physikalischen und chemischen Eigenschaften des Wassers gemäß, mehr oder minder, nie aber gänzlich ihre Stammform *piscinalis* verleugnen.« — Über das Verhältnis dieser drei Formentypen zu einander ist seine Ansicht die (a. a. O. S. 191, Z. 19): »Erst wenn wir in den Gestaltungen des ruhigen, stehenden Wassers, in welchem erwiesenerweise alle Wassermollusken zur vervollkommnetsten Formausprägung gelangen, den Formtypus der Art ansehen, ergeben die Gestaltungen der Fluß- und Seeformen bedingte Varietäten.«

Wie schon oben bemerkt wurde, und wie alle Systematiker von Rossmässler an bis zu unserer Zeit stets hervorgehoben haben, ist es eine längst bekannte Tatsache, daß unsere Anodonten in der überraschendsten Weise mit der Änderung ihrer Schalengestalt reagieren auf die geringsten Änderungen des umgebenden Wassers, und Clessin (14) hat selbst auf experimentellem Wege den Beweis dafür erbracht. Man war sich stets bewußt — wenigstens in neuerer Zeit —, daß die mannigfachen aufgestellten Varietäten der *Cygnea*-Form keine fest gegeneinander begrenzten Einheiten, sondern daß sie durch alle möglichen Zwischenstufen verbunden seien und selbst in relativ sehr kurzer Zeit ineinander übergehen könnten, wenn die Verhältnisse ihres Standortes wechselten. Obwohl man diese Unbeständigkeit der Schale kannte, nahm man sie doch als Kriterium zur Aufstellung der Varietäten. Ist nicht zu befürchten, daß ein solches Kriterium zu unbestimmt sich zeigt? (Vgl. Rossmässler, Heynemann, Clessin, Hazay, Buchner, Israel usw.) Was nützt uns eine Varietät, wenn wir befürchten müssen, daß sie in absehbarer Zeit zu einer anderen wird? Man glaubte, außer in der Schale keinen Ansatzpunkt finden zu können für eine systematische Ordnung. Und aus dieser Ansicht heraus erfolgte eine Abkehr vom Studium der Anatomie der Anodonten. So lesen wir bei Buchner (a. a. O. S. 877 Z. 3 v. u.): »Das muß uns jetzt absolut klar sein, daß die Schalen unserer Anodonten höchstens zur Beurteilung der Varietät und zwar nur im engeren Sinne der ‚bedingten Varietät' in Betracht kommen können, denn darüber sind die Akten längst geschlossen, daß die größeren Ohnzahnmuscheln unseres engeren und weiteren Vaterlandes im Baue ihres Organismus in seiner Gesamtheit wie in dessen einzelnen Teilen wesentlich übereinstimmen.« Die Folge

dieser Ansicht war eine sehr oberflächliche Behandlung aller der Punkte, die eine genauere anatomische Untersuchung gefordert hätten: so scheint aus Buchners Arbeit hervorzugehen, daß sich seine Untersuchungen des Geschlechts der Anodonten beschränkten auf eine Feststellung der vorhandenen oder nicht vorhandenen Kiementrächtigkeit, ein Merkmal, das als sehr unzuverlässig angesehen werden muss. Auf das Vorhandensein oder Vorkommen von Zwittern scheint er gar nicht geachtet zu haben; und es ist mit großer Sicherheit anzunehmen, daß ein gut Teil der von ihm untersuchten Formen tatsächlich Zwitter waren.

Es sei mir gestattet, einen von Hazay erwähnten Punkt hier erst noch zu streifen, ehe ich mich der prinzipiellen Frage der Systematik wieder zuwende. Hazay spricht von *Anodonta cygnea* L. und sagt weiter (a. a. O. S. 24 Z. 18): »Ihr beigeordnet untersteht die immer auch geschlechtlichen Unterschied bietende weibliche Form *cellensis* Gmel.«, und später: »*Anod. cygnea* L. wie auch das Weibchen *cellensis* erreicht . . .«. Buchner stimmt ihm in dieser Auffassung nicht ohne weiteres zu, wenn er auch die Ansicht vertritt, daß die stärkere Aufgeblasenheit der Schale als Anpassung an das Brutgeschäft hauptsächlich bei den Weibchen festzustellen sei. Auch gibt er zu, daß mit dieser stärkeren Wölbung der Schale eine Längsstreckung nach hinten zu Hand in Hand gehe. Er stellt eine Reihe von sogenannten »sexuellen Modifikationen« fest in bezug auf die Schalenform. Ich möchte nicht weiter diese einzelnen Punkte besprechen, sondern nur darauf hinweisen, daß zu deren endgültiger Aufklärung unbedingt eine peinlich genaue Untersuchung der Geschlechtsverhältnisse notwendig wäre, die sich nicht nur begnügte mit einer Beobachtung der Kiementrächtigkeit.

Unsere Betrachtung hatte zu einem Punkt geführt, der den Wert der Schalenbeschaffenheit für die systematische Gliederung als zweifelhaft erscheinen lassen mußte. Aber wir hatten auch schon einen Weg kennen gelernt, der dazu dienen könnte, diesen Schwierigkeiten auszuweichen: es war die Aufstellung der drei Anodontenformen von Hazay auf Grund ihres Aufenthaltsortes. Auf diesen Versuch möchte ich nun näher eingehen, und will versuchen, meine eigenen oben dargelegten Ergebnisse damit in Zusammenhang zu bringen.

Die im ersten Abschnitt der Arbeit aufgezählten, beschriebenen und abgebildeten Muscheln gehören durchweg der Art *Anodonta cygnea* L. an. Unsere weiteren Betrachtungen führten uns allmählich dazu, diese verschiedenen Formen in zwei Hauptgruppen zu gliedern: einmal in die typische Form des fließenden Wassers mit ihren aus Fig. 1 und 2

ersichtlichen Schaleneigentümlichkeiten, die sich in der Hauptsache bekunden in der flachen Wölbung und dem stark verlängerten Schild, und dann in den Typus des ruhigen, stehenden Wassers (vgl. Fig. 11 und 12) mit der abgerundeten Schalenform, dem nur schwach

Fig. 11.

Anodonta cygnea L. aus dem Schützenpfuhl. Von der Seite. Natürl. Größe.

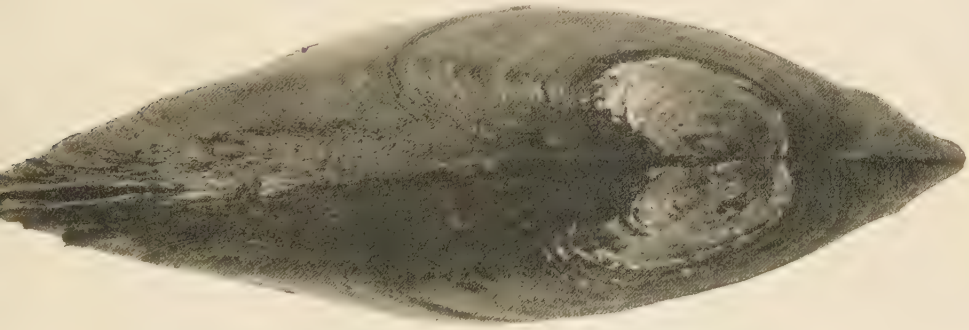

Fig. 12.

Dieselbe von oben. Natürl. Größe.

ausgebildeten Schild und der stärkeren Wölbung. Vertreter des ersten Typus waren die Tiere aus dem Mannheimer Floßhafen, des zweiten die aus dem Schützenpfuhl bei Marburg. Hier kommt nun aber ein neues Moment hinzu, das den Gegensatz dieser zwei Typen noch stärker zu betonen hilft: Wir hatten gesehen, daß die Mannheimer Anodonten

alle getrenntgeschlechtlich waren, während sich die aus dem Schützenpfuhl als durchgehend hermaphrodit erwiesen, daß also zwischen den beiden Typen nicht nur ein rein äußerlicher Unterschied in der Schalenbeschaffenheit festzustellen war, sondern daß diesem auch eine tiefgreifende Verschiedenheit der inneren Organisation entsprach. Daß alle die übrigen untersuchten Formen aus Cölbe, Anzefahr und Ruthershausen als Zwischenstufen, Zwischenformen zwischen diesen beiden Typen anzusehen seien, wurde ja schon im zweiten Kapitel hervorgehoben und braucht hier nur noch einmal kurz erwähnt zu werden.

Wie sich die Verhältnisse gestalten bei der von Hazay noch als dritten Typus aufgestellten Gebirgsseeform, darüber vermag ich leider keinerlei Auskunft zu geben, denn es stand mir kein Material zur Verfügung, das eine derartige Untersuchung ermöglicht hätte. Wie aber aus Hazays Arbeit hervorzugehen scheint, besteht kein sehr tiefgreifender Unterschied zwischen ihr und der *Piscinalis*-Form der fließenden Gewässer, nur zeigt die Bauart ihrer Schale gewisse Verschiedenheiten. Diese Tatsache ist auch leicht verständlich, denn in der Hauptsache sind die biologischen Verhältnisse, unter denen die Muscheln dieser Seen leben, ähnlich denen im fließenden Wasser. Hier muß der Wellenschlag, der besonders am Ufer fühlbar wird, wo sich in der Regel die Muscheln aufhalten, dieselbe Wirkung haben als dort die Strömung des Flusses. Es wäre also leicht denkbar, daß zwischen der typischen Form des fließenden Wassers und der der Gebirgsseen keine sehr tiefgreifenden Unterschiede vorhanden sind. Es ist mir leider nicht möglich, mich in dieser Frage endgültig zu entscheiden.

Hazay vertrat die Ansicht, daß wohl die Form des stehenden Wassers als die typische und höchststehende aufzufassen sei. Dem kann ich mich jedoch nicht vollkommen anschließen, denn es scheint mir nicht möglich, ohne weiteres zu entscheiden, ob die hermaphrodite Form als höherstehend einzuschätzen sei als die gonochoristische, sondern ich möchte weit lieber beide als gleichberechtigt nebeneinander stehen lassen. Vielleicht sogar müßte die getrenntgeschlechtliche Flußform an die Spitze gestellt werden, denn aus ihr entwickelt sich ja erst sekundär die des stehenden Wassers, wobei allerdings abzuwarten bleibt, ob nicht auch eine Umwandlung in umgekehrter Richtung — vom Hermaphroditismus zum Gonochorismus — möglich wäre. — Es sei mir gestattet, hier am Schluß noch einmal zusammenfassend den Hauptpunkt dieses Kapitels hervorzuheben.

Nachdem es anscheinend feststeht, daß wir unter den europäischen

Anodonten nur zwei gute Arten zu unterscheiden haben, nämlich die wenig verbreitete *Anodonta complanata* Ziegl. und die alle übrigen Formen zusammenfassende *Anodonta cygnea* L., scheint mir die Gliederung dieser letzten Art am vorteilhaftesten durchführbar unter dem Gesichtspunkt des Aufenthaltsortes der Tiere. Unter diesem Gesichtspunkte konnte ich bei dem mir vorliegenden Material mit Bestimmtheit zwei Typen unterscheiden: 1. die typische Form des fließenden Wassers und 2. die der stehenden Gewässer. Als Hauptmerkmale des ersten Typus seien genannt: flache Schale von geringer Größe mit meist stark ausgeprägtem Schild. Der Geschlechtsapparat ist gonochoristisch. Die Merkmale des zweiten Typus sind: große, meist stärker gewölbte Schale mit kleinem Schild. Der Geschlechtsapparat ist durchweg hermaphrodit. — Zwischen diesen beiden Haupttypen sind alle möglichen Zwischenstufen feststellbar.

Ob diesen beiden Grundformen noch eine dritte, der Typ der Gebirgsseeform Hazays, als gleichwertig an die Seite zu stellen ist, vermag ich auf Grund des mir zur Verfügung stehenden Materials nicht zu entscheiden.

Es kann nach diesem Versuch, zurückzugehen bei der systematischen Gliederung der Art *Anodonta cygnea* L. auf die Betrachtung des Aufenthaltsortes, natürlich nicht meine Absicht sein, alle Gliederung auf Grund von Schalenverhältnissen zu verurteilen. Sondern es sollte nur gesucht werden nach einem Gesichtspunkt, der uns unabhängig machen könnte von der Variabilität der Schale, deren Form selbstverständlich auch zu einem gewissen Grade berücksichtigt werden muß. Allerdings bin ich der Überzeugung, daß die Heranziehung von Schalencharakteren erst in zweiter Linie in Betracht kommen darf, da die Berücksichtigung des Standortes — insofern als festgestellt wird, ob die Tiere im stehenden oder fließenden Wasser leben — zusammen mit den durch ihn bewirkten Unterschieden im inneren Bau der Muscheln sehr wohl die Aufstellung von zwei Typen ermöglicht, die in ihrer vollkommensten Ausbildung sicher als scharf voneinander unterschieden, also als systematisch vollkommen berechtigte Varietäten anzusehen sind.

II. Die Morphologie des Geschlechtsapparates bei Anodonta.

Aus der historischen Betrachtung zu Beginn der Arbeit erhellt, daß die letzten morphologischen Untersuchungen des Genitalapparates von *Anodonta* sehr weit zurückliegen. Die damals vorhandenen, relativ beschränkten Hilfsmittel waren nicht dazu angetan, ein genaues Verständnis dieses in der Organisation einfachen, aber durch seine Lage

recht schwer untersuchbaren Organes zu ermöglichen. Die genaueste Untersuchung, die geliefert wurde, ist die von Lacaze Duthiers (13). Und doch konnte er die Frage nicht entscheiden, ob dieses Organ nun aus zwei getrennten, symmetrisch gelegenen Teilen bestünde, oder ob wir es mit einem einzigen Organ zu tun hätten, das zwei verschiedene Ausführungsgänge besäße. Erst die entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten konnten die Richtigkeit der ersten Ansicht nachweisen.

Die Untersuchungen, die ich selbst über die Morphologie der Geschlechtsorgane anstellte, decken sich im wesentlichen mit den Ergebnissen von Lacaze-Duthiers und führen nur in einigen Punkten über diese hinaus. Sie wurden vorgenommen sowohl an gonochoristischen Formen wie auch an hermaphroditen. In den Grundzügen des morphologischen Baues herrscht eine vollkommene Übereinstimmung zwischen dem Geschlechtsapparat der Zwitter und der getrenntgeschlechtlichen Formen. Der einzige Unterschied ist der, daß bei den Hermaphroditen ein Teil der Drüsenläppchen als Hoden und der andere als Ovarien funktioniert. Das Verständnis der zwittrigen Gonade schließt also ohne weiteres das der gonochoristischen in sich. Ich werde daher versuchen, meine Erläuterungen zu geben an Hand der Betrachtung eines hermaphroditen Apparats.

A. Topographie der Geschlechtsorgane.

Der Geschlechtsapparat von *Anodonta* ist ein drüsiges Gebilde, das fast vollkommen den als »Eingeweidesack« oder »Fuß« bezeichneten Teil des Muschelkörpers anfüllt. Er zerfällt in zwei getrennte Systeme, die bilateral-symmetrisch gelegen sind, und deren jedes einen eigenen Ausführungsgang und eine eigene Geschlechtsöffnung besitzt, die meist im vorderen geschlossenen Teil des inneren Kiemenganges gelegen ist. Sein ganzes Aussehen, seine Lage ist bedingt hauptsächlich durch die Lage und Beschaffenheit aller übrigen im Fuß eingelagerten Organsysteme, was verständlich werden muß, wenn man seine relativ sehr späte Anlage in Betracht zieht. Dieser Punkt wird später bei der Betrachtung der Morphologie noch einmal hervorgehoben werden müssen. Seine Lage beim ausgewachsenen Tier wird veranschaulicht durch Fig. 13. Sie stellt die Photographie dar des Fußes einer etwa 18 cm großen *Anodonta cygnea* L., einer Teichform mit zwittrigem Geschlechtsapparat. Auf der rechten Seite des Fußes wurde, nachdem das Objekt in Formol genügend gehärtet war, die Muskeldecke durch Abzupfen der einzelnen Fasern und Durchtrennung der transversal verlaufenden Stränge beseitigt und auf diese Weise die Gonade

freigelegt. Wie wir sehen, erfüllt sie den Fuß nach jeder Richtung. Nach dem vorderen und oberen Ende des Fußes zu wird sie begrenzt teils durch die Leber (*le*) und teils durch die Muskulatur des Fußes.

Fig. 13.
Photographie des Fußes einer hermaphroditen *Anodonta cygnea* L. Die Muskulatur der rechten Seite ist wegpräpariert. *le* Leber, *ov* Ovarien, *ho* Hoden.

Diese bildet denn auch nach allen übrigen Seiten hin eine scharfe Abgrenzung. Die Abgrenzung gegen die Leber ist weniger scharf, es erfolgt hier stets eine gegenseitige kammartige Durchdringung, die sehr stark

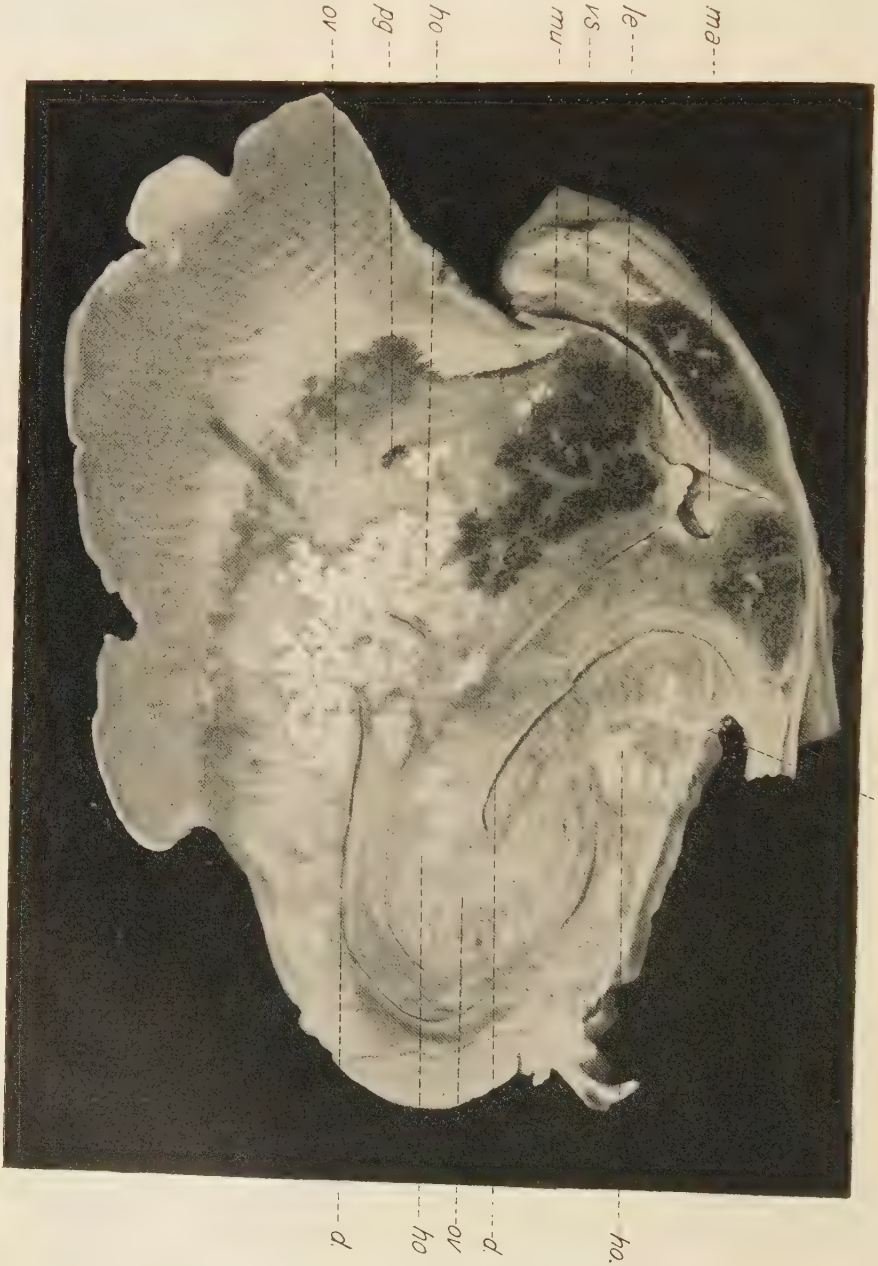

Fig. 14.

Rasiermesserschnitt durch den Fuß einer ausgewachsenen *Anodonta*. *ag* Gegend des Ausführungsganges, *d* Darm, *ho* Hoden, *le* Leber, *ma* Magen, *mu* Mundöffnung, *ov* Ovarium, *pg* Pedalganglion, *vs* vorderer Schließmuskel.

von Zufälligkeiten bedingt ist und dementsprechend bei fast jedem Individuum ein anderes Bild gibt. Unsere Photographie zeigt uns nun auch noch die Lagerung der Hoden (*ho*) und Ovarien (*ov*) zueinander. Wir sehen die weißlich erscheinenden, zu größeren Komplexen vereinigten, spermabildenden Acini eingesprengt liegen zwischen der grau sich darstellenden Masse der Ovarien, deren Farbe im Präparat eine gelbliche ist. Die Art und Weise, wie diese Einstreuung erfolgt, läßt keinerlei Regelmäßigkeit erkennen, sondern ergibt in jedem besonderen Fall ein eigenartiges Bild. Fast durchweg jedoch scheint die gesamte Masse des Hodens kleiner zu sein als die der Ovarien. — Die hier geschilderten Verhältnisse werden sich noch klarer erkennen lassen an der folgenden Abbildung (Fig. 14). Sie stellt die Photographie dar eines Rasiermesserschnittes durch den in Formol gehärteten Fuß einer zwittrigen *Anod. cygnea* L. Wir sehen auch hier wieder im vorderen Ende die Leber (*le*) liegen, die sich rund um den Schlund und den Magen (*ma*) herumzieht. Wir sehen den Darm (*d*), dessen verschiedene Windungen fast genau median getroffen sind; links zeigt sich das Pedalganglion (*pg*) im Durchschnitt mit den davon ausstrahlenden Nervenästen, und die Unterseite läßt die einzelnen Stränge des Fußmuskelwulstes deutlich erkennen. Auch hier sehen wir wieder allen von den oben erwähnten Organen nicht eingenommenen Raum des Fußes ausgefüllt durch die Gonade. Wir sehen wieder dieses kammartige Ineinandergreifen mit der Leber und beobachten, wie der Darm förmlich eingelagert erscheint in die Acini des Geschlechtsapparats, dessen ganze Ausdehnung uns hier noch deutlicher entgegentritt als bei der vorigen Figur. Auch hier wieder gilt der Unterschied zwischen den weißlichen Hoden (*ho*) und den mehr gelblich erscheinenden Ovarien (*ov*). Und wieder müssen wir eine vollkommen verschiedene gegenseitige Lagerung feststellen. Die Hauptmasse des Hodens scheint vereinigt etwas unterhalb der Mitte des Fußes zu liegen, während versprengte Acini-Komplexe sich finden zwischen der Leber (*le*) und dem Mund (*mu*) und in der Nähe der Stelle (*ag*), an der etwa das letzte Ende des Ausführungsganges der Gonade zu suchen wäre. Besonders am Hoden ist hier schon makroskopisch ungefähr zu erkennen, wie die einzelnen Acini zueinander gelagert sind.

Zusammengefaßt ließe sich über die Topographie der Gonade sagen: Der Geschlechtsapparat von *Anodonta* ist ein aus zwei bilateral symmetrisch liegenden selbständigen Teilen bestehendes drüsiges Gebilde, das innerhalb der Muskulatur des Fußes allen nicht von Magen, Darm und Leber eingenommenen Raum erfüllt. Seine Abgrenzung gegen

die Leber ist eine unbestimmte, vom Zufall abhängige. Beim zwittrigen Apparat ist die Lagerung der Hoden- und Ovarienkomplexe zueinander eine unbestimmte und stets verschiedene. Die Masse des Hodens scheint stets gegenüber der der Ovarien geringer zu sein.

B. Anatomie der Geschlechtsorgane.

Der Geschlechtsapparat von *Anodonta* besteht aus den Acini, dem Ausleitungssystem und der Geschlechtsöffnung.

a. Die Acini.

Die Acini sind die keimbereitenden Elemente des Genitalapparates. Es sind fast vollkommen kugelige Gebilde, die, etwa nach Art einer verwachsenen Kartoffelknolle, oft in größerer Menge vereinigt sind und

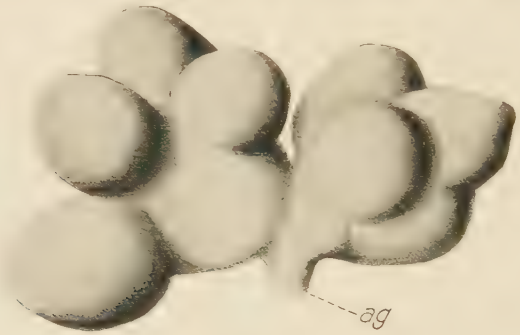

Fig. 15.
Drüsenläppchen aus dem Ovarium einer *Anodonta cygnea* L. *ag* Ausführungsgang.

einen gemeinsamen Ausführungsgang besitzen. Eine solche Gruppe von Acini, wie sie den ganzen Genitalapparat zusammensetzen, ist in Fig. 15 dargestellt. Die Größe eines einzelnen Acinus ist etwa 0,2 mm, die einer derartigen Gruppe, die den Namen »Drüsenläppchen« verdient, etwa 0,8—1,0 mm. An der Form der Acini ist kaum zu erkennen, ob sie zur Produktion der Eier oder des Spermas dienen, die der Hoden und Ovarien sind durchschnittlich von gleicher Gestalt, wenn auch in der Regel sich diejenigen der Hoden als etwas kleiner erweisen als die der Ovarien. Wie schon oben erwähnt wurde, zeichnen sich die Hoden in der Regel — bei in Formol gehärtetem Material ist das besonders schön auf Rasiermesserschnitten zu beobachten — durch eine auffällig weißliche Färbung aus gegenüber den gelblicher getönten Ovarien. Nicht immer ist allerdings dieser Farbunterschied gleich stark. Während die Ovarien in jedem Zustand ihre gelbliche Farbe behalten,

verschwindet der weißliche Ton der Hoden mehr oder weniger dann, wenn sie nicht mehr prall mit Sperma angefüllt sind, also im Winter und besonders kurz nach der Zeit der Befruchtung im November und Anfang Dezember.

Zum genaueren Verständnis des Baues der Acini sei schon hier auf Fig. 20 verwiesen, die — etwas schematisiert — einen etwa medianen Schnitt zeigt durch ein ähnliches Drüsenläppchen aus einem Ovarium, wie es in Fig. 15 dargestellt ist. Bei unseren histologischen Betrachtungen werden wir noch einmal darauf zurückzukommen haben.

Wie die einzelnen Drüsenläppchen zueinander gelagert sind, soll in Fig. 21 veranschaulicht werden. Wir haben hier vor uns das mikroskopisch-photographische Bild eines Schnittes durch den Fuß einer zwittrigen *Anodonta cygnea* L. Die Stelle des Präparates ist gerade so gewählt, daß wir etwa in der Mitte des Gesichtsfeldes eine Gruppe zusammenhängender Drüsenläppchen eines Hodens (*ho*) vor uns sehen, deren Ausführungsgang (*ag ho*) fast ganz median liegend quer getroffen ist. Es ist eine Stelle des Fußes hier dargestellt, die sich nahe bei dessen Rand befindet. Wir sehen daher links von diesem Hodenkomplex die Muskeldecke des Fußes (*mus*) quer getroffen, während die rechte und untere Seite des Bildes eingenommen wird von quergetroffenen Ovarialacini (*ov*), von denen ebenfalls ein Ausführungsgang (*ag ov*) halbschräg angeschnitten ist. Eine weitere Erklärung dieses Bildes wird sich erübrigen.

b. Der Ausführungsgang nebst Gonopericardialgang.

Nicht so einfach wie die Untersuchung der Acini gestaltet sich die des Ausleitungssystems des Geschlechtsapparates. Wegen der außerordentlichen Zartheit der Gewebe ist es fast ganz unmöglich, auf dem Wege makroskopischer Präparation die feinen Ausführungsgänge der einzelnen Drüsenläppchen wie auch die durch deren Vereinigung entstandenen größeren Äste des Systems freizulegen, selbst wenn die Tiere vorher in Formol stark gehärtet sind. Es mußte daher ein anderer Weg zur Untersuchung eingeschlagen werden, der allerdings, wie sich bald zeigte, nicht vollkommen und in jedem Fall gangbar war. Es war dies die Beobachtung mit Hilfe von Rekonstruktionsbildern aus mikroskopischen Schnitten. Dieses Verfahren war aber nur brauchbar bei Verwendung junger Individuen, denn beim ausgewachsenen Tier wird — wie das Fig. 21 schon erraten läßt — das mikroskopische Bild derartig unübersichtlich durch die verwirrende Menge angeschnittener

Acini und Ausführungsgänge, daß eine genaue Rekonstruktion unmöglich erscheinen muß. Es empfahl sich also zu diesem Zweck, junge Tiere zu gebrauchen und die so gewonnenen Rekonstruktionsbilder zu vergleichen mit Schnitten durch ausgewachsene Individuen. — Wie schon mitgeteilt, wurden diese Rekonstruktionsbilder dadurch erhalten, daß man die mit dem Zeichenapparat gewonnenen Bilder einer Schnittserie untereinander durchpauste und so einen Überblick über die fortschreitende Lageveränderung und den Wechsel des Organs bekam. Der auf diese Weise erhaltene Verlauf des Organs wurde dann eingezeichnet in ein etwa aus der Mitte der Schnittserie entnommenes zufälliges Schnittbild, um die Übersicht zu erleichtern. — Mit Hilfe des Rekonstruktionsverfahrens gelang es, ausgehend von der Geschlechtsöffnung, die erste und bisweilen auch noch die zweite Gabelung des Hauptastes zu verfolgen. In den entfernteren Teilen des Fußes war die weitere Orientierung wegen der großen Menge ausgeschnittener Drüsenläppchen nicht mehr in dem Maße möglich, daß ein völlig genaues Bild hätte gewonnen werden können.

Wir hatten bei der Betrachtung der Acini schon aus Fig. 15 und 21 deren Ausführungsgang kennen gelernt als einen dünnen Schlauch, der allmählich in das Drüsenläppchen übergeht, konnten ihn aber nur ein ganz kurzes Stück verfolgen. Der weitere Verlauf dieser Gänge ist nun auf Schnittbildern außerordentlich leicht zu verfolgen. Wir sehen sie sich teils zu längeren, teils zu kürzeren Stück von den Drüsenläppchen entfernen, teils verlaufen sie gerade, teils weisen sie Krümmungen auf, je nach der Lage der übrigen Acini und Organe, zwischen denen sie sich hindurchwinden. Meist ist ihre Länge nicht sehr groß und sie vereinigen sich gewöhnlich mit einem von einem benachbarten Drüsenläppchen ausgehenden Gang zu einem Zweig höherer Ordnung, so daß eine typisch dichotome Gabelung sich zeigt, wie wir sie auf dem später noch zu besprechenden Bild der Fig. 22 vor uns sehen.

Die so entstandenen neuen Äste verhalten sich genau so wie die vorigen und so fort, je nachdem das Organ schon sehr stark entwickelt ist oder nicht. Wir haben schließlich hier das Bild eines sehr stark verästelten Baumes, der in seinen Seitenästen, was deren Bau und Anordnung angeht, keinerlei durchgreifende Regelmäßigkeit aufweist, sondern dessen Entwickelung sich vollkommen abhängig von ihrer Umgebung vollzieht. Uns interessiert hier nun noch vor allem der Stamm dieses Baumes, das heißt der letzte Abschnitt des Ausführungsganges, der mit der Geschlechtsöffnung endigt. Es wird sich fragen, inwiefern wir in dessen Gestalt und Verlauf eine gewisse Regelmäßigkeit erkennen

können. Betrachten wir zu diesem Zweck die Fig. 16, die stellt eines der schon vorhin besprochenen Querschnitt-Rekonstruktionsbilder dar. Die zugrunde liegende Schnittserie stammt von einem etwa

Fig. 16.

Rekonstruktionsbild der Ausführungsgänge des Genitalapparates einer etwa 25 mm großen *Anodonta*. Etwa 40 Schnitte sind in eine Querschnittebene projiziert. *a* Acini der Gonade, *ag* Ausführungsgang der Gonade, *äk* äußere Kieme, *ao* Aorta, *d* Darm, *e* Stelle [illegible] *f* Fuß, *gö* Geschlechtsöffnung, *gp* Rest des Gonopericardialganges, *ik* innere Kieme, *man* Mantel, *p* Pericard, *u* Ureter.

25 mm großen Exemplar von *Anodonta cygnea* L., einem Weibchen aus der fließenden Lahn. Zur Orientierung: Wir sehen den mit *f* bezeichneten Fuß auf beiden Seiten bedeckt von den inneren Kiemen (*ik*), den äußeren Kiemen (*äk*) und dem Mantel (*man*). Quer getroffen sind

auf dem als Grundlage dienenden Schnitt der Enddarm (*d*), die Aorta (*ao*), das Pericard (*p*) und eine Reihe von Acini (*a*) des Genitalapparates, während sich der Ureter (*u*) im Längsschnitt zeigt. Mit (*ag*) ist der hereinrekonstruierte letzte Stamm des Ausführungsganges bezeichnet mit der Geschlechtsöffnung (*go*) und dem noch näher zu besprechenden Rest des Gonopericardialganges (*gp*). — Bei unserer Verfolgung des Ausführungsganges gehen wir am besten aus von der Geschlechtsöffnung (*go*), deren Lage zum Ureter in beinahe derselben Querschnittebene uns hier zum erstenmal gleich deutlich vor Augen tritt. Von dieser Öffnung aus sehen wir den Gang sich zunächst gerade in den Fuß hineinwenden. Ein ganz kurzes Stück vor der Öffnung trägt er einen nach dem untern Zipfel des Pericards hin gerichteten Fortsatz, den man als Rest des Gonopericardialganges anzusehen hat. K. Herbers (26) hat in seiner Untersuchung der Entwicklungsgeschichte von *Anodonta* (a. a. O. S. 157ff.) die Entstehung der Geschlechtsorgane etwa in folgender Weise beschrieben. Sie legen sich an in zwei Ausstülpungen des Pericards in der Nähe des Ureters, die nach unten, nach dem Fuß zu, weiterzuwachsen beginnen. Auf diesem Vorrücken nähern sie sich der Körperwand in der Gegend der späteren Geschlechtsöffnung, und nachdem schon die Spitze der Aussackung begonnen hat, in den Fuß einzudringen, erfolgt an dieser Stelle ein Durchbruch der Körperwand: die Bildung der Geschlechtsöffnung. Schon während dieses Durchbruchs hat sich indessen dieser nach dem Fuß vordringende Schlauch vom Pericard abgeschnürt, und nur ein kleiner Rest — beim jungen Tier kann er allerdings von größerer Länge sein (vgl. Herbers, a. a. O. S. 161, Fig. 101) — deutet das frühere Vorhandensein des Gonopericardialganges an. Als solchen Rest haben wir den in unserer Fig. 16 vorhandenen Fortsatz (*gp*) des Ausführungsganges zu verstehen.

Verfolgen wir nun den Gang weiter. Wir sahen ihn sich zunächst senkrecht in den Fuß hineinwenden und den nach dem Pericard weisenden Fortsatz, den Rest des Gonopericardialganges, tragen. Bei diesem Weg muß er die Muskelschicht des Fußes durchdringen. Sofort nach dem Durchtritt durch die Muskulatur, der schon in ein wenig schräger Richtung nach unten erfolgt, kommt es zu einer scharfen Biegung in die Richtung der Vertikalen, und in dieser Richtung erfolgt dann der weitere Verlauf, der auch nach der ersten Gabelung bei *e* keine wesentliche Änderung zeigt. Interessant ist für uns hier noch die Stelle dicht hinter dem Durchtritt durch die Fußmuskulatur, denn sie ist beim jungen Tier nur wenig, beim älteren Individuum aber sehr

stark sackartig erweitert. Sie bildet gewissermaßen einen Behälter für die Geschlechtsprodukte vor ihrem Austritt aus dem Apparat. Im Schlußkapitel wird noch einmal darauf eingegangen werden.

Wir müssen bei der Beurteilung der hier geschilderten Verhältnisse eines im Auge behalten, um einen richtigen Begriff zu bekommen von dem tatsächlichen Aussehen des Apparates, nämlich, daß uns Fig. 16 nur eine Projektion des wirklichen Bildes in eine Querschnittebene bietet, und daß dabei alle Veränderungen und Gestaltsverschiedenheiten, die nur in sagittaler Richtung merkbar sind, verloren gehen müssen. Es ist deshalb notwendig, dieselben Verhältnisse noch an einem ebenso hergestellten Rekonstruktionsbild aus einer Serie von Sagittalschnitten zu betrachten (Fig. 17). Der von der Geschlechtsöffnung (*gö*) senkrecht in den Fuß führende Abschnitt des Ganges ist hier nicht zu sehen, ebensowenig wie der sehr kleine Rest des Gonopericardialganges. Aber sehr deutlich erkennen wir wieder die obenerwähnte sackartige Erweiterung. Bei dem zu dieser Serie verwandten Individuum, einer etwa 20 mm großen weiblichen *Anodonta cygnea* L. aus der Lahn, finden wir schon eine Gabelung des Ganges (*1*) unmittelbar nach dieser Erweiterung, eine Erscheinung, die sich bei dem Tier der Fig. 16 nicht beobachten ließ. Wie wir sehen, führt der Hauptgang hier schräg nach dem Vorderende des Tieres und nach unten zu, um dann plötzlich sich bei (*2*) in zwei gleichwertige Äste zu gabeln, deren einer sich nach vorne erstreckt, während der andere, der Richtung des Darmes folgend, weiter nach hinten führt. Bei der Beurteilung dieses Bildes müssen wir wieder im Auge behalten, daß uns hier alle in die Querschnittsebene fallenden Gestaltsänderungen und Verschiedenheiten verloren gehen. Ein richtiges Bild der Sachlage kann uns nur eine Kombination von Fig. 16 und Fig. 17 liefern.

Wir hatten gesehen, wie sich die einzelnen Ausführungsgänge der verschiedenen Drüsenläppchen miteinander vereinigten und wie durch diese fortgesetzten Vereinigungen der neuen Gänge das Bild einer typischen dichotomen Verzweigung entstand. Es ist hierzu noch ein Punkt nachzutragen, der die Verhältnisse bei den zwittrigen Individuen angeht. Wir hatten schon im vorigen Kapitel beobachtet, wie zum Beispiel die einzelnen Drüsenläppchen des Hodens sich zu mehreren zu einer Gruppe, einem Komplex vereinigen. Diese Vereinigung geschieht dadurch, daß ihre Ausführungsgänge miteinander in Verbindung treten, so daß schließlich die ganze Gruppe einen gemeinsamen Ausführungsgang besitzt. Diese Ausführungsgänge höherer Ordnung vereinigen sich wieder, gleichgültig, ob sie der Leitung von Eiern oder

Fig. 17.

Rekonstruktionsmodell des weiblichen Ausführungsganges des Geschlechtsapparates einer etwa 20 mm großen Axolotla. Etwa 10 Sagittalschnitte sind in eine Ebene projiziert. Ma Magen, ma Mundöffnung, sonst dieselben Bezeichnungen wie in Fig. 16. Erklärung im Text.

[illegible] Entwicklung, die beiderlei Geschlechtsprodukte nebeneinander liegen. [illegible] nur ein gemeinsamer Ausleitungsapparat vorhanden, wie von allen [illegible]

[illegible] zu in den Fuß hinein wendet und dann eine Umbiegung nach dem Hintereude zu erfährt. Zur ersten Gabelung kommt es in der Regel erst nach diesem Umbiegen, wobei der nach vorne führende Ast als kommunizierend anzusehen ist mit den in der Nähe der Leber liegenden Drüsenläppchen der Gonade. Der Winkel der Umbiegung nach hinten unterliegt sehr großen Verschiedenheiten, und man ist außerdem sehr abhängig bei seiner Beobachtung von dem mehr oder weniger kontrahierten Zustand des Tieres im Augenblick der Abtötung. Im allgemeinen ist er ein wenig stumpfer, als er in Fig. 17 erscheint. — Weniger festliegend scheint mir nach meinen Erfahrungen der Ort der ersten Gabelung zu sein. Wie wir aus Fig. 16 sehen, liegt er bei diesem Tier ein ziemliches Stück von der Geschlechtsöffnung entfernt, während bei Fig. 17 schon ein Ast sich dicht nach der sackartigen Erweiterung abzweigt. Ob diese Stelle (1) der ersten Gabelung in Fig. 16 entspricht, oder die nächste (2) erst, wird sich kaum entscheiden lassen. Auf jeden Fall wurde diese sehr frühe Gabelung des Hauptstammes nur selten gefunden. Im Grunde genommen handelt es sich hier in Fig. 17 an der Stelle (1) auch nicht einmal um eine Gabelung, sondern höchstens um einen Seitenast, da dieser nicht vollkommen gleichwertig mit dem Hauptast erscheint. Relativ scheint die Entfernung der ersten Gabelung von der Geschlechtsöffnung bei dem jungen Tier größer zu sein als beim älteren Individuum, eine Erscheinung, die wohl dadurch ihre Erklärung findet, daß jener Teil sich hauptsächlich in die Breite erweitert und im Längenwachstum dabei gegenüber den anderen Teilen zurückbleibt. Eine feste Regel für den Ort des Auftretens der ersten Gabelung wird sich kaum nachweisen lassen, dieser ist individuell ver-[illegible]

c) Die Geschlechtsöffnung.

Aus dem historischen Überblick ging schon hervor, daß sie zum erstenmal aufgefunden wurde von Oken (60) [1808], daß sie Bojanus (10) später wieder auffand und beschrieb. Eine Reihe von Jahren darauf, nachdem schon eine ganze Anzahl Forscher ihr Vorhandensein mit Sicherheit nachgewiesen hatten, wurde sie wieder geleugnet von Treviranus (84), nach dessen Ansicht die Geschlechtsprodukte durch Leber,

Fig. 18.

Photographie einer ausgewachsenen, aus der Schale geschnittenen *Anodonta*. Um die Geschlechtsöffnung zu zeigen, wurden Mantel- und Kiemenblätter der linken Seite zurückgeschlagen und die innere Lamelle des inneren Kiemenblattes ein Stück weit vom Fuß losgetrennt und zurückgezogen. Die Stecknadel ist in die Geschlechtsöffnung eingeführt. Natürl. Größe.

Magen und »Mastdarm« nach außen und in die Kiemen gelangten. Kurze Zeit später jedoch mußte er, belehrt durch einen scharfen, anonymen Artikel aus der Feder Bojanus (1), seine abenteuerliche Ansicht aufgeben. Er entdeckte nun auch die Geschlechtsöffnung, aber an einer anderen Stelle, als bisher die Forscher sie gesehen hatten. Diese sonderbare Tatsache klärte sich jedoch bald auf, als K. E. v. Baer (2) zeigte, daß bei den verschiedenen Muschelspecies die Lage der Öffnung tatsächlich etwas verschieden sei. Er sagt in dieser Beziehung (a. a. O.

S. 318): »Hiernach scheint sich folgende Reihenfolge entwerfen zu lassen: 1. Der Eierstock mündet in den offenen Teil des inneren Kiemenganges bei: *Unio pictorum*, *Anodonta cellensis* (Nilss.) *Anodonta cygnea* (nach Bojanus); 2. in den geschlossenen Teil des inneren Kiemenganges, doch nahe an seinem Übergang in den Halbkanal, bei: *Anodonta anatina*, *Anodonta intermedia* (nach Blainville); in denselben geschlossenen Teil, doch weiter nach vorn, bei *Anodonta lacustris*, *Anodonta ventricosa*.« Bis zu einem gewissen Grad sind diese Beobachtungen richtig, doch sind meist diese Unterschiede nur sehr gering und außerdem individuell verschieden. Auf jeden Fall scheinen sie nach meinen Erfahrungen kaum dazu geeignet, um zur systematischen Unterscheidung mit herangezogen werden zu können.

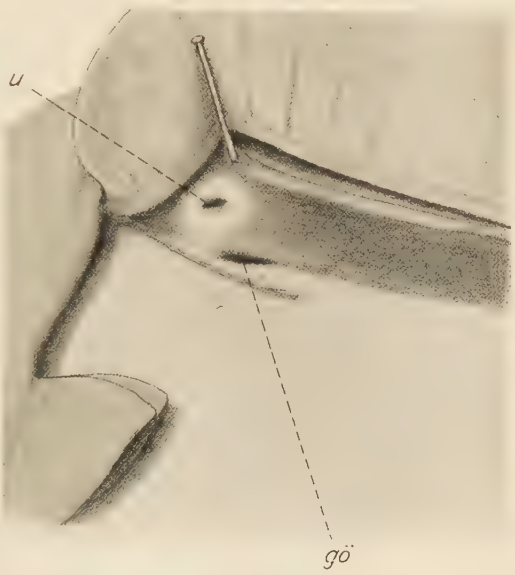

Fig. 19.

Gegend der Geschlechtsöffnung einer ausgewachsenen *Anodonta*. Etwas vergrößert. *u* Ureter, *gö* Geschlechtsöffnung.

Die gewöhnliche Lage der Geschlechtsöffnung ist zu ersehen aus Fig. 18. Die Abbildung stellt eine Photographie dar einer hermaphroditen *Anodonta cygnea* L. von durchschnittlicher Größe. Das Tier ist aus der Schale geschnitten und die Kiemen und der Mantel der linken Seite zurückgelegt. Die innere Lamelle der inneren Kieme ist ein Stück weit losgetrennt an ihrer Befestigungsstelle am Fuß und etwas zurückgezogen. Auf diese Weise werden die Geschlechtsöffnung und die Mündung des Ureters freigelegt. Zur besseren Orientierung ist in Fig. 18 eine Nadel in die Geschlechtsöffnung eingeführt, und etwas nach links oben von dieser erkennt man die Uretermündung, die als ein Wülstchen mit orangefarbener Umgebung hervorleuchtet aus dem dunkleren Gewebe des Bojanusschen Organs. Genauer lassen sich diese Verhältnisse erkennen an Fig. 19. Hier ist die in Betracht kommende Gegend stärker vergrößert dargestellt. Wir erkennen wieder die wulstige Uretermündung (*u*) und etwas nach rechts

unten davon die Geschlechtsöffnung (*gö*) als einen länglichen Spalt in der Wand des Fußes, hart auf der Grenze des Bojanusschen Organs. In dieser Weise erscheint sie in der Regel bei gelähmten Tieren, deren Fuß nicht kontrahiert ist, während sie im anderen Fall mehr wulstig sich hervorhebt und ihre durch Kontraktion geschlossene Öffnung nur schwer erkennen läßt.

Anhang: Die Histologie des Geschlechtsapparats bei Anodonta.

Dieser Abschnitt der Arbeit sollte noch eine eingehende Durcharbeitung erfahren, die für die Spätsommermonate in Aussicht genommen war. Der Ausbruch des Krieges verhinderte sie und nach

Fig. 20.

Schnitt durch einen Acinus aus dem Ovarium einer geschlechtsreifen *Anodonta*. *ei* Ei, *urei* Ureizellen, *dz* Dotterzellen, *ag* Ausführungsgang, *ep* Gangepithel.

menschlichem Ermessen wird sie kaum noch zur Ausführung kommen können, weshalb ich mich genötigt sehe, diesen Teil der Arbeit in der vorliegenden leider recht unvollkommenen Gestalt zu veröffentlichen. Ihn ganz wegzulassen, schien mir wegen der immerhin darauf verwandten Mühe und wegen einer sich dann ergebenden Unvollständigkeit des Ganzen doch nicht richtig zu sein.

Die Histologie des Geschlechtsapparates der Najaden ist bis jetzt noch kaum eingehend behandelt worden, da eben diese Tiere seit dem Aufblühen der zoologischen Schnittechnik nicht zum Gegenstand

größerer Untersuchungen gemacht wurden. Wir finden eine Angabe über den Bau des Ovariums und der Eier bei K. C. Schneider (76) und auch eine Abbildung eines Stückes aus einem Acinus, die vollkommen die natürlichen Verhältnisse wiedergibt. Was die Ausführungsgänge angeht, so ist Schneider der Ansicht, diese bestünden aus einem einfachen Flimmerepithel, über das nichts Besonderes auszusagen sei.

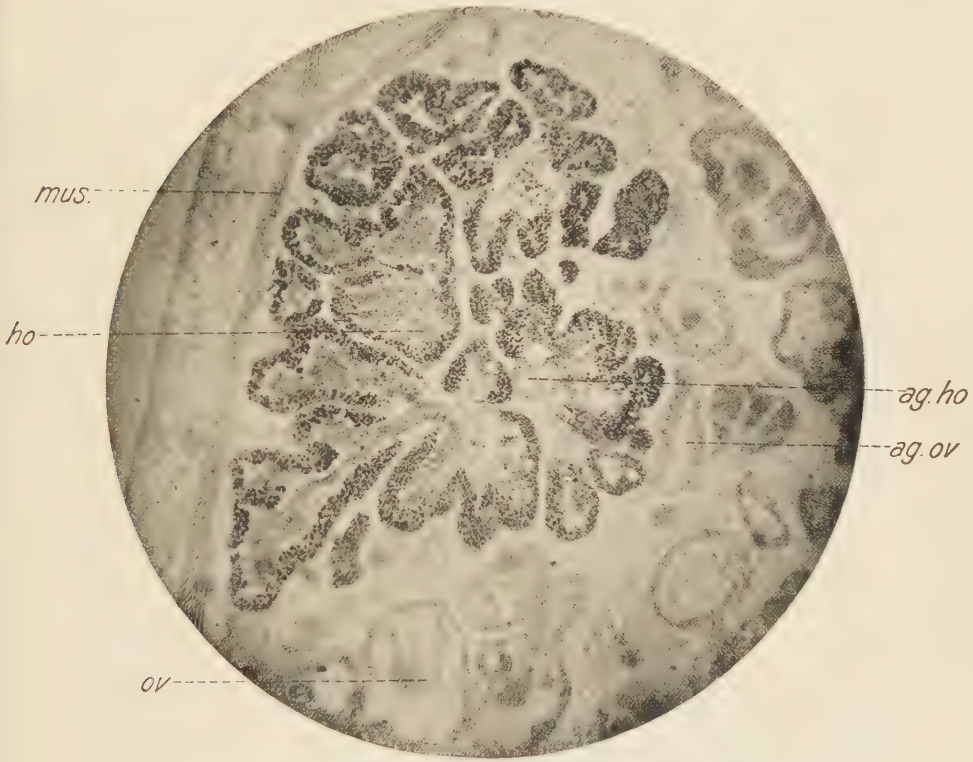

Fig. 21.

Schnitt durch einen Teil der Gonade einer geschlechtsreifen, zwittrigen *Anodonta*. *ho* Hoden, *agho* Ausführungsgang aus dem Hoden, *ov* Ovarium, *agov* Ausführungsgang aus dem Ovarium, *mus* Muskulatur des Fußes.

Es ist nicht meine Absicht, mich hier auf den genaueren histologischen Bau der Acini besonders einzulassen, denn, wie schon zu Beginn der Arbeit bemerkt wurde, soll die Entstehung und Ausbildung der Geschlechtsprodukte noch besonders untersucht werden.

Zur allgemeinen Orientierung aber sei ganz kurz an der Hand des schon erwähnten Querschnittes durch einen Ovarialacinus (Fig. 20) dessen Bau in den Grundzügen skizziert. Ein solcher Acinus besteht

aus einem einschichtigen Epithel, an dem wir zweierlei Elemente unterscheiden müssen: die Eizellen und die Nährzellen. Schneider (76) sagt ganz richtig von diesen (a. a. O. S. 549): »Die Dotterzellen sind kubische oder cylindrische Elemente mit grobkörnigem, mit Eosin leicht färbbaren Inhalte, der sich vielfach zu großen Dotterkugeln von fast homogener Beschaffenheit zusammenballt. Der dunkle, oft ganz kompakte Kern liegt basal oder mittelständig; bei völliger Erfüllung der Zelle mit Dotter wandständig.« Was die Funktion der Dotterzellen angeht, so ist er der Ansicht, »die Dottersubstanzen werden jedenfalls in gelöstem Zustande in das Gonozöl abgegeben und dienen zur Ernährung der Eizellen«. Die hier geschilderten Verhältnisse sind aus Fig. 20 leicht ersichtlich, in welcher einige besonders typische Dotterzellen (*dz*) dargestellt sind. — Leicht zu unterscheiden von diesen Dotterzellen sind die Ureizellen (*urei*). Sie sind ausgezeichnet durch ein homogenes körniges Plasma und besitzen schon bei verhältnismäßig geringer Größe einen recht umfangreichen Kern, der den typisch gestalteten Nucleolus aufweist (Fig. 20 *urei*, *ei*).

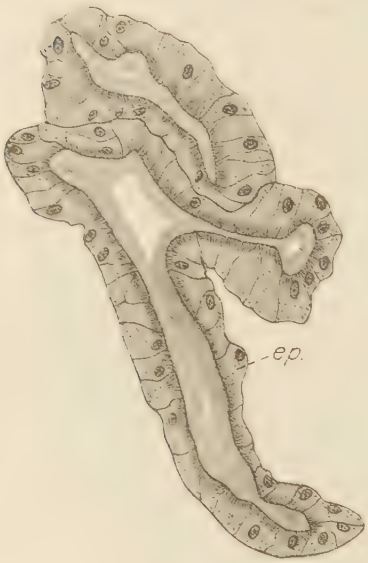

Fig. 22.
Schnitt durch eine Kreuzungsstelle eines Ausführungsganges des Genitalapparates bei *Anodonta*. Darüber ein quergetroffenes Stück eines anderen Ganges.

Der histologische Bau des Ausleitungssystems ist bis auf den der Geschlechtsöffnung relativ einfach. Es sind zwei Zellarten zu unterscheiden: einmal bewimperte Epithelzellen und dazwischen eingestreute Schleimzellen, die Schneider unerwähnt läßt. Die Epithelzellen (*ep*) sind von einfachem Bau und besitzen ein helles, feinkörniges Protoplasma. Sie sind nahezu kubisch, vielleicht ein wenig höher als breit. Ihr runder bis ovaler Kern, der ein Gerüstwerk und einen kleinen Nucleolus erkennen läßt, liegt meist ein wenig unterhalb der Mitte der Zelle, selten wandständig (Fig. 22). Jede Zelle besitzt einen wohlausgebildeten Flimmerapparat mit zahlreichen Flimmern, die etwa halb so lang sind, als die Höhe der ganzen Zelle beträgt. Sie lassen fast stets ein System von Faserwurzeln erkennen. Noch deutlicher zeigen das die Fig. 23 und 24. Es sind hier

zwei Stücke eines Schnittes dargestellt durch das Epithel eines Ausführganges einer hermaphroditen *Anodonta cygnea* L. Beide geben uns ein Bild einer Reihe von Epithelzellen mit ihren Kernen, Wimpern und

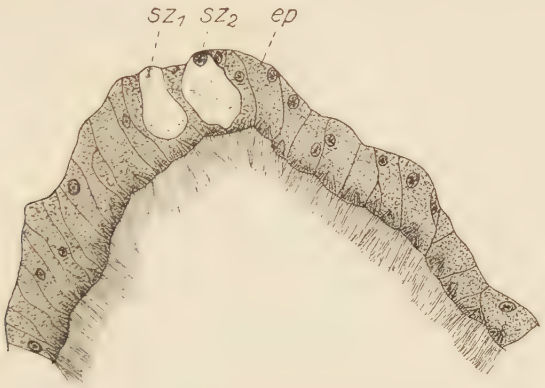

Fig. 23.
Stück des Epithels (*ep*) eines Ausführganges mit zwei Schleimzellen sz_1 und sz_2.

Faserwurzeln. Da der Schnitt in Fig. 24 nicht genau senkrecht zur Wand des Ganges geführt ist, erscheinen die Epithelzellen der linken Seite ein wenig verzerrt und die Zellgrenzen verwischt. Auf der rechten Seite jedoch ist das Bild wieder ohne weiteres klar. — Wir finden auf diesen beiden Abbildungen auch die zweite vorhin erwähnte Zellart vor, die sogenannten Schleimzellen (*sz*). Es sind dies meist ovale bis kugelige Zellen von verschiedener Größe je nach dem Stadium ihrer Tätigkeit, die in größerer oder geringerer Zahl eingeschaltet zwischen den Epithelzellen gefunden werden. Ihr Inhalt färbt sich nicht merklich durch Heidenhain und Safranin, wohl aber nimmt er eine schwach violette Farbe an bei Anwendung von Hämatoxylin (Delafield)-Eosin. Es läßt sich darin ein feines Gerüstwerk von stärker färbbarer Substanz erkennen und ein den Epithelzellen fast ganz gleicher runder bis ovaler Kern, der stets

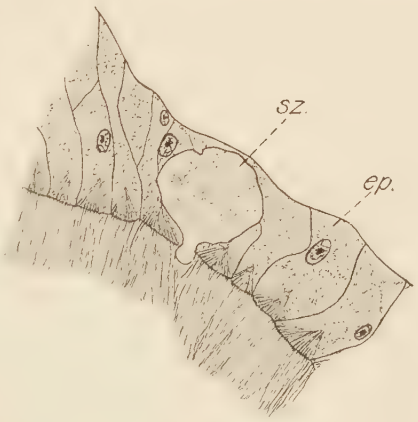

Fig. 24.
Schleimzelle (*sz*) aus dem Ausführgangepithel einer ausgewachsenen *Anodonta*. Secretionsstadium.

basal liegt. In Fig. 23 ist eine derartige Schleimzelle (sz_1) etwas seitlich getroffen und zeigt infolgedessen keinen Kern. Einen solchen sehen wir aber in der nahe dabei liegenden Zelle (sz_2) angedeutet. Diese Zelle scheint sich kurz vor der Secretion zu befinden, denn obwohl sie noch nicht bis an den inneren Rand des Epithels heranreicht, so hat der Schleimpfropf doch schon einen kleinen Fortsatz vorgeschoben, der in kürzester Zeit zwischen den Epithelzellen hervorbrechen muß. In der folgenden Abbildung (Fig. 24) ist eine Schleimzelle (sz) getroffen, die sich gerade im Secretionsstadium befindet. Hier hat sich der Schleimpfropf zwischen den Epithelzellen durchgezwängt und beginnt, sich in das Lumen des Ganges zwischen die Flimmern zu ergießen. Was die Zahl und Verteilung dieser Schleimzellen im Epithel des ganzen Ausführungssystems angeht, so läßt sich ungefähr sagen, daß sie sich in fast vollkommen gleicher Anzahl über die ganze Länge des Apparates erstrecken. Doch ist ihre Zahl bei den ganz jungen Tieren noch sehr gering — oft fehlen sie ganz, wenn noch nicht die Geschlechtsreife erreicht ist — und wechselt bei den ausgewachsenen Tieren je nach der Jahreszeit. Es ist wohl kaum ein Zweifel daran möglich, daß wir in dem von diesen produzierten Secret den schleimigen Saft wiederfinden, in dem, wie schon die älteren Forscher feststellten, die Geschlechtsprodukte nach außen befördert werden. Ob es nur dazu dient, das Ausführungssystem für die Geschlechtsprodukte passierbar zu machen, oder ob ihm noch die Aufgabe zufällt, diesen als Ernährungsflüssigkeit zu dienen, darüber kann ich keine bestimmten Aussagen machen.

In welch großer Menge bisweilen solche Schleimzellen auftreten können, ist ersichtlich aus Fig. 27. Hier ist ein Teil aus dem letzten Ende des Ausführganges einer ausgewachsenen *Eudrilus rapax* L. dargestellt, die im September konserviert worden war. Die Zahl der vorhandenen Secretzellen (sz) ist derartig groß, daß das Epithel vollkommen zerrissen erscheint.

Bezüglich des Übergangs vom Keimepithel des Atrii in das Wimperepithel des Ausführungsganges sei auf Fig. 20 verwiesen. Der Übergang zwischen dem niedrigen Flimmerepithel des Ganges und den fast doppelt so großen Dotterzellen des Atriums vollzieht sich in der Weise, daß die Zellen des Ausführganges gegen den Atrius hin immer kleiner werden und an ihrem letzten Ende keine Bewimperung mehr erkennen lassen, während sich die großen Dotterzellen ein ziemlich großes Stück über diese flachen Zellen hinüberlegen, so daß beinahe der Eindruck eines zweischichtigen Epithels erweckt werden könnte. Daß dies jedoch nicht vorhanden ist, wird schon aus der Figur ersichtlich; man möchte

meinen, durch ihre außerordentlich starke Überladung mit Dotter übten diese Zellen einen gegenseitigen Druck aus, und dieser Druck sei an der Stelle, wo durch die flacheren Epithelzellen nicht der nötige Gegendruck geschaffen wurde, die Veranlassung, daß die Dotterzellen mit ihrem oberen Teil sich über jene hinweglegten. — Die Beschaffenheit des Ausführungsgangepithels haben wir nun kennen gelernt und auch seinen Übergang in das Epithel der Acini. Die Verbindung mit dem Körperepithel veranschaulicht Fig. 25. Das Bild stellt einen Schnitt dar durch

Fig. 25.

Querschnitt durch die Gegend der rechten Geschlechtsöffnung einer 25 mm großen *Anodonta*. *ag* Ausführungsgang der Gonade, *gep* Epithel des Ausführungsganges (*ag*), *gö* Geschlechtsöffnung, *gp* Rest des Gonopericardialganges, *bg* Bindegewebe, *kep* Körperepithel, *mus* Muskulatur, *p* Pericard, *sz* Schleimzelle, *u* Ureter.

die rechte Geschlechtsöffnung einer ca. 25 mm großen weiblichen *Anodonta cygnea*. Das Pericard (*p*) ist angeschnitten und der Ureter (*u*), dessen Mündung schon auf einem der nächsten Schnitte getroffen sein muß, ebenso ist der Rest des Gonopericardialganges (*gp*) sichtbar. Die Verhältnisse beim Übergang sind nun die, daß an einer bestimmten, oft ziemlich weit nach außen liegenden Stelle des Ganges das etwas höhere Wimperepithel unvermittelt aufhört und sich das flachere unbewimperte Körperepithel daran anschließt. Dieselben Verhältnisse

sind auch andeutungsweise zu beobachten an der später zu besprechenden Fig. 26, deren Vergrößerung allerdings nicht ganz ausreicht.

Es liegt nun die Frage nahe nach der Herkunft der drei Epithelarten und ihren Beziehungen zueinander, oder genauer: Ist das Epithel des Ausführganges mesodermalen oder ectodermalen Ursprungs? Herbers (26) spricht in seiner Arbeit die Ansicht aus, daß dem Ectoderm bei der Bildung der Ausführungsgänge jedenfalls nur ein geringer Anteil zufalle. Und diese Ansicht würde bestätigt werden, wenn wir in dem Übergang von Körperepithel zum Gangepithel die Grenze zwischen den beiden Keimblättern erblicken dürften. Aber auch der Übergang vom Gangepithel in das Keimepithel könnte uns zu derselben Annahme verleiten. Eine Entscheidung dieser Frage kann nur durch eingehend entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen gegeben werden.

Was das Verhältnis der Acini und des Gangepithels zum umgebenden Gewebe betrifft, so gestaltet sich dieses für die Acini und den Ausführungsgang bis zu seinem Durchtritt durch die Fußmuskulatur recht einfach. Bis zu dieser Stelle liegt der Apparat eingebettet in ein lacunäres Bindegewebe, das keinerlei besondere Differenzierungen aufweist, wie wir sie nachher noch kennen lernen werden; wir finden weder irgendwelche Muskulatur noch elastische Fasern. — Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse in der Gegend der Geschlechtsöffnung. Hier besitzt der Ausführgang eine Muskulatur, und das Bindegewebe, in dem er eingebettet liegt, ist fester. Schon in Fig. 25 sind diese Verhältnisse ungefähr zu erkennen; wir sehen, wie von der Fußmuskulatur (*mus*), die auf dem Bild links quer getroffen ist, an der Stelle, wo der Ausführungsgang sie durchbricht, eine Reihe feiner Muskelfasern von der Hauptmuskelschicht abzweigen und an dem Gange bis zur Geschlechtsöffnung entlang laufen. Ringsmuskulatur ist auf dem Bilde nicht zu erkennen. Besser gehen diese Verhältnisse aus Fig. 26 hervor. Sie stellt einen Schnitt dar durch diesebe Gegend, in der der Schnitt von Fig. 25 geführt war, aber bei einer ausgewachsenen *Anodonta cygnea* L. Wir sehen wieder die Körpermuskulatur (*mus*) mit einigen davon ausgehenden transversalen Strängen und den Durchtritt des Ausführungsganges durch diese Muskulatur. Und hier läßt sich weit deutlicher erkennen, wie an dieser Stelle ein Auseinanderweichen der Muskulatur erfolgt, wie einige Stränge den Gang sowohl ein kurzes Stück nach links wie auch bis zu seiner Mündung nach rechts begleiten und eine große Anzahl rund um den Gang verlaufender Muskelfasern quer getroffen ist. Auch diese angeschnittene Ringsmuskulatur läßt sich auf der ganzen Länge des Ganges bis zur Mündung verfolgen. Ein ganz kurzes

Stück links von der Stelle des Durchtritts des Ausführganges durch die Körpermuskulatur tritt jedoch die Muskulatur ganz zurück. — Über die Wirkungsweise dieser Muskulatur läßt sich sagen, daß sie fast nur zusammen mit der übrigen Fußmuskulatur sich betätigt, d. h., daß die Geschlechtsöffnung meist nur geschlossen wird, wenn der gesamte Fuß sich kontrahiert, und geöffnet ist, wenn die Fußmuskulatur entspannt ist. Es läßt sich das leicht beobachten, wenn man eine Muschel aus der Schale schneidet, wobei sie nicht verletzt werden darf, und, nachdem die

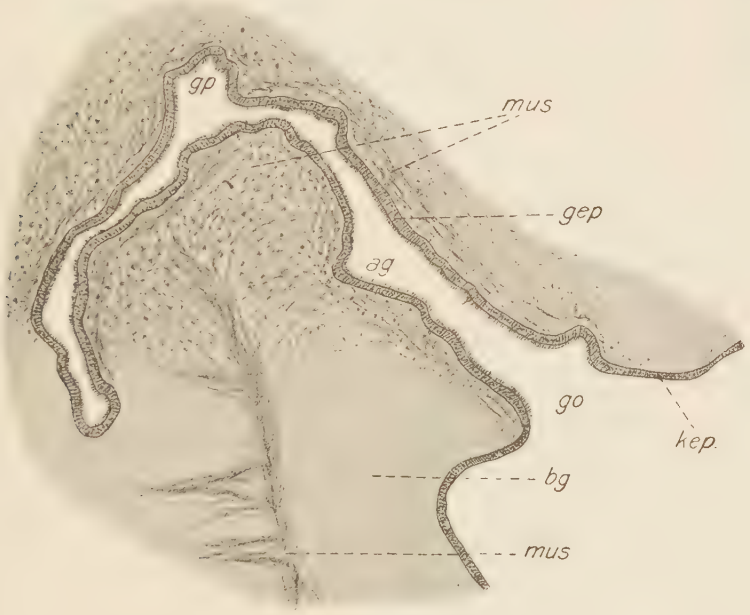

Fig. 26.

Querschnitt durch die Geschlechtsöffnung einer ausgewachsenen *Anodonta*. Bezeichnungen wie in Fig. 25.

Geschlechtsöffnung freigelegt ist, sie ruhig in Wasser liegen läßt. Allmählich, oft schon nach einer Stunde, streckt sich dann der Fuß aus, entspannt sich die Muskulatur und kommt in einen Zustand der Ruhe. Man beobachtet dann, daß die vorher verschlossene Geschlechtsöffnung jetzt als ein klaffender Schlitz sichtbar wird. Die oben geschilderten Verhältnisse lassen sich noch deutlicher erkennen an Fig. 27. Sie stellt bei stärkerer Vergrößerung ein Stück des Ausführungsganges der Fig. 26 dar. Es sei noch einmal aufmerksam gemacht auf das Vorhandensein der zahlreichen Schleimzellen. In dem umgebenden, von wenigen Lacunen (*lac*) durchzogenen Bindegewebe, dessen feste Beschaffenheit wir

schon vorhin erwähnten, läßt sich die oben beschriebene, wohlausgebildete, längs und rings verlaufende Muskulatur erkennen.

Auf eine Differenzierung des Bindegewebes muß noch hingewiesen werden, die bisher unerwähnt blieb. Wir sehen direkt unter dem Epithel des Ganges — ähnlich wie eine Basalmembran — eine dünne Lage von verdichtetem homogenem Bindegewebe (*elb*) ohne Kerne und Bindegewebsfibrillen, das sich nach Resorzinfärbung als schwarzes

Fig. 27.

Ein Teil des in Fig. 26 dargestellten Ganges stärker vergrößert. *elb* elastisches Band, *gep* Gangepithel, *lac* Lacunen, *mus* Muskulatur, *sz* Schleimzellen.

Band, also als aus elastischen Fasern bestehend, zeigt. Wir sehen die Muskulatur des Ganges begleitet von einem elastischen Band (*elb*), das sich nur an den mit Muskulatur versehenen Stellen zeigt, also von der Geschlechtsöffnung an bis zu der Stelle kurz nach dem Durchtritt des Ganges durch die Muskelschicht des Fußes reicht. Sein Zweck ist aus dieser Tatsache ohne weiteres verständlich: es dient dazu, die von der Muskulatur bewirkte Zusammenpressung des Ganges nach deren Entspannung wieder aufzuheben.

Für die Beurteilung der Funktion des Geschlechtsapparates ist dieser Mangel an Muskulatur in seinen entfernteren Teilen von Bedeu-

tung. Es ist daraus zu folgern, daß die Entleerung der Geschlechtsprodukte bei den Tieren durch eine, schon von K. E. v. Baer (4) angenommene, wehenartige Kontraktion des ganzen Fußes bewirkt wird.

Zusammenfassung und Bezugnahme auf die Funktion des Geschlechtsapparats.

Wir sahen, daß wir unter den Anodonten Deutschlands zwei gute Arten voneinander zu unterscheiden haben: *Anodonta complanata* Zgl., eine nur wenige Vertreter aufweisende Gruppe, und *Anodonta cygnea* L., die alle übrigbleibenden verschiedenartigen Formen des Genus *Anodonta* umfaßt. Bei der letzten Art mußten wir auf Grund unseres Materials wieder zwei Haupttypen unterscheiden. Neben den bekannten Schaleneigentümlichkeiten unterschieden sich die beiden dadurch, daß die im Flusse lebende Form getrenntgeschlechtlich war, während die in stehenden Gewässern lebende einen hermaphroditen Geschlechtsapparat aufwies. Uns interessierte vor allem der zwittrige Geschlechtsapparat und an diesem die Erscheinung, daß er für die Eier sowohl wie für die Spermatozoen einen gemeinsamen Ausführungsgang hat. An diesem Ausführungsgang stellten wir — sowohl bei den gonochoristischen wie bei den hermaphroditen Formen — dicht bei seinem Durchbruch durch die Muskulatur eine sackartige Erweiterung fest, die den Zweck eines Reservoirs für die Geschlechtsprodukte zu haben schien vor deren Austritt aus der Geschlechtsöffnung. Bemerkenswert war auch die Tatsache, daß wir in diesem Reservoir sowohl als auch in den von der Mündung entfernteren Teilen des Ausleitungssystems, in der Hoden und Ovarien gemeinsam mündeten, vollkommen ausgebildete Eier und Spermatozoen nebeneinander liegend vorfanden. — Es sei dann endlich noch die Tatsache erwähnt, daß wir an dem Geschlechtsapparat außer an dem letzten kurzen Ende vor seiner Mündung keinerlei Muskulatur vorfinden, daß also die Entleerung der Geschlechtsprodukte allein bewirkt werden muß durch eine wehenartige Kontraktion der gesamten Fußmuskulatur.

Nach Feststellung dieser Tatsachen möchte ich zum Schluß dieser Arbeit noch einmal ganz kurz eingehen auf die Frage der Befruchtung bei den Anodonten und untersuchen, inwieweit unsere Beobachtungen hierauf von Einfluß sind. Schon seit den ersten Untersuchungen über die Teichmuschel bemühte man sich um die Frage: Wo findet bei diesen Tieren in der Regel die Befruchtung statt? Wo treffen Eier und Sperma zusammen? Ich möchte nicht alle, teils schon im historischen Über-

Modi gemachten Ansichten über diesen Punkt hier wieder zitieren. Nur so viel sei gesagt: Von dem Augenblick an, da man die Tiere für getrenntgeschlechtlich hielt, herrschte die Ansicht, die Übertragung des Spermas aus dem Männchen erfolge durch Vermittlung des umgebenden Wassers, dadurch, daß das Männchen die Spermatozoen, nachdem sie den Geschlechtsapparat verlassen hatten, mit dem Atemwasser ausstoße und diese dann vom Weibchen wieder mit dem Atemwasser aufgenommen würden. Dieser Punkt wurde ja schon im zweiten Kapitel dieser Arbeit erörtert. Man nahm fast durchweg an, die Befruchtung vollziehe sich im Innern des weiblichen Individuums. Nur v. Hessling (29) machte, wie schon erwähnt, eine Ausnahme, indem er glaubte, das Zusammentreffen von Ei und Sperma bei der Flußperlmuschel vollziehe sich im freien Wasser und dann würden die befruchteten Eier von Männchen und Weibchen gleichermaßen wieder mit dem Atemwasser aufgenommen und in den Kiemen niedergelegt, eine Ansicht, die weiterhin keine Bestätigung gefunden hat. Allgemein herrscht also gegenwärtig die Ansicht, die Befruchtung vollziehe sich innerhalb des weiblichen Individuums. Aber wo doch? Drei Möglichkeiten sind da gegeben, die auch alle drei schon verfochten wurden. Die Befruchtung konnte vor sich gehen einmal im Ovarium, was Keber annahm, oder auf dem Weg in die äußere Kieme, d. h. im inneren Kiemengang, eine Ansicht, die Flemming und Schierholz vertreten, und endlich in der äußeren Kieme selbst, wie v. Hessling zunächst meinte. Diese letzte Annahme ist heute wohl allgemein nicht mehr anerkannt, denn es gelang nicht, in der äußeren Kieme unbefruchtete Eier in größeren Mengen — selbst kurz nach ihrer Ablagerung — aufzufinden. Was die beiden anderen Anschauungen angeht, so läßt sich über die absolute Richtigkeit der einen oder der anderen bis heute noch kein definitives Urteil fällen. Einesteils fand man in den Ovarien der Anodonten bisweilen befruchtete Eier und Furchungsstadien, aber andererseits deutete die stets gleiche Entwicklungsstufe der Eier in der äußeren Kieme darauf hin, daß die Befruchtung auf einmal bei allen Eiern vor sich ging. In dem engen Ausführungsgang der Gonade war das kaum möglich, wie man annahm, wohl aber in dem weiteren inneren Kiemengang. Nach unseren oben festgestellten Befunden spielt hier vielleicht aber die sackartige Erweiterung, das Reservoir, am Ausführgang eine Rolle. Doch läßt sich das ohne weiteres mit Sicherheit nicht feststellen. Wir müssen wohl zugeben, daß bei den getrenntgeschlechtlichen Anodonten der Ort, an dem Eier und Spermatozoen zusammentreffen, auch heute noch nicht sicher ermittelt ist. Ob das obenerwähnte »Reservoir« eine

Rolle dabei spielt, wird noch durch weitere Beobachtungen untersucht werden müssen.

Wir sprachen seither nur von den getrenntgeschlechtlichen Formen, bei denen eine gegenseitige Befruchtung mit Sicherheit anzunehmen ist. Wie gestalten sich aber nun die Verhältnisse bei den Hermaphroditen? Müssen wir auch für diese an eine Wechselbefruchtung glauben? Wir sahen, diese Tiere haben sowohl für die Eier wie für die Spermatozoen nur einen gemeinsamen Ausführungsgang, in dem wir auch die beiderlei Geschlechtsprodukte nebeneinander vorfinden in vollkommen ausgebildetem Zustande. Daß es mir bisher nicht gelang, befruchtete Eier und Furchungsstadien in den Präparaten zu finden, erklärt sich leicht dadurch, daß die Tiere, die bis jetzt untersucht wurden, meist noch nicht vollkommen befruchtungsfähig waren oder daß die Eier und Spermatozoen noch nicht genügend lange Zeit miteinander in Berührung waren. Meist kam diese Berührung erst dadurch zustande, daß die Acini beim Herausschneiden der zu konservierenden Stücke gedrückt wurden und einen Teil des Inhalts in die Gänge entleerten. — Es ist mir nicht möglich, einen direkten Beweis für die etwaige Selbstbefruchtung beizubringen, doch ist nach der ganzen Anlage des Genitalapparates wohl anzunehmen, daß sie vorkommt. Wir lernten im vierten Kapitel die Verteilung der Hoden und Ovarien als unbestimmt und versprengt kennen. Wenn nun die Entleerung der Geschlechtsprodukte durch Kontraktion des gesamten Fußes erfolgt, so werden ohne weiteres Eier und Spermatozoen im Ausführungsgange zusammentreffen müssen. Es wäre also zum mindesten die Möglichkeit vorhanden, daß bei den zwittrigen Anodonten eine Selbstbefruchtung vorkommt. Einen Beweis dafür vermag ich jedoch nicht beizubringen, denn auch Versuche mit isoliert gehaltenen hermaphroditen Tieren, die ich im vorigen Jahre in einem Teich in der Nähe ausgesetzt hatte, wurden mir von unberufener Hand gestört und die Tiere vernichtet. — Es wird also auch diese Frage einer Nachprüfung und Ergänzung bedürfen.

Es sei mir gestattet, Herrn Geh.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen für seine Anregung zu dieser Arbeit und seine gütige Unterstützung bei ihrer Ausführung. Auch Herrn Prof. C. Tönniges und Herrn Privatdozenten Dr. W. Harms bin ich für den mir stets freundlichst gewährten Rat zu großem Danke verpflichtet. —

Marburg, im Februar 1914.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

1. Anonymus, Über des Hrn. G. R. Treviranus abentheuerliche Meynung in Betreff der Zeugungsorgane der Teichmuschel. Taf. IX. Isis. Bd. XX. 1826. S. 752.
2. K. E. von Baer, Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Muscheln und über ein System von Wassergefäßen in diesen Thieren. Froriefs Notizen f. Natur- und Heilkunde. Bd. XIII. 1826. S. 1.
3. — Beiträge zur Kenntnis der niederen Thiere. Nova Acta. Nat. Cur. Bonnae. Bd. XIII. 2. Teil. 1827. S. 523.
4. — Über den Weg, den die Eier unserer Süßwassermuscheln nehmen, um in die Kiemen zu gelangen, nebst allgemeinen Bemerkungen über den Bau der Muscheln. Meckels Arch. f. Anat. u. Physiol. 1830. S. 310.
5. P. J. van Beneden, Sur le Sexe des Anodontes et la signification des spermatozoaires. Bullet. de l'acad. royale de Bruxelles. T. XI. 2. T. 1844. S. 377.
6. Th. L. W. Bischoff, Widerlegung des von Dr. Keber bei den Najaden und Dr. Nelson bei den Ascariden behaupteten Eindringens der Spermatozoiden in das Ei. Gießen 1854.
7. H. de Blainville, Note sur l'appareil de la génération dans les Moulettes et les Anodontes. Nouv. Bull. des Sc. par la Soc. philom. de Paris. 1825. S. 156.
8. — Über den Zeugungsapparat der Unio und Anodonta. Froriefs Notizen f. Natur- und Heilkunde. Bd. 13. 1826. S. 6.
9. — Rapport sur un mémoire de M. Jacobson, ayant pour titre: observations sur le Développement prétendu des oeufs des Moulettes ou Unios et des Anodontes dans leurs branchies. Ann. d. Sc. nat. Paris. Bd. XIV. 1828. S. 22.
10. L. Bojanus, Sendschreiben an den Herrn Chevalier G. de Cuvier, über die Athem und Kreislaufwerkzeuge der zweischaaligen Muscheln, insbesondere des Anodon cygneum. Isis. Jahrg. 1819. Bd. I. S. 81.
11. O. Buchner, Beiträge zur Formenkenntnis der einheimischen Anodonten unter besonderer Berücksichtigung der württembergischen Vorkommnisse. Jahreshefte d. Ver. f. vat. Naturk. in Württemberg. 56. Jahrg. Stuttgart 1900. S. 60.
12. K. F. Burdach, Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. Bd. I. 1. Aufl. 1826.
13. C. G. Carus, Neue Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte unserer Flußmuschel. Verh. d. kaiserl. Leop.-Carols-Akad. d. Naturf. Bd. XVI. 1. Abt. Leipzig 1832.
14. S. Clessin, Studien über die deutschen Species des Genus Anodonta Cuv. Corresp.-Blatt d. Zool.-mineral. Ver. in Regensburg. 26. Jahrg. 1872. Nr. 6. S. 82 und Nr. 7. S. 97.
15. — S. Clessin, Deutsche Exkursionsmolluskenfauna. Nürnberg 1876.
16. G. P. des Hayes, Artikel »Conchifera«. The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. Bd. I. London 1836. S. 694.

17. H. Drouet, Etudes sur les Anodontes de l'Aube. Revue et Magasin de Zoologie 2. Série, Tome IV. 1852. S. 51, 244, 285, 362, 527.
18. W. Flemming, Über die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. M. Schulze: Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. X. 1874. S. 257.
19. — Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzgsber. d. k. Akad. d. Wissensch. 3. Abt. Februarheft Jahrg. 1875. S. 1.
20. R. Garner, On the Anatomy of the Lamellibranchiate Conchifera. Transact. of the Zool. Soc. of London. Vol. II. 1841. S. 87.
21. F. Haas, Die Najadenfauna des Oberrheins vom Diluvium bis zur Jetztzeit. Abhandl. der Senckenb. Naturf. Ges. Frankfurt (Main). Bd. XXXII. 1910.
22. W. Harms, Über die postembryonale Entwicklung von Anodonta piscinalis. Zool. Anzeiger. Bd. XXXI. 1907. S. 801.
23. — Die Entwicklungsgeschichte der Najaden und ihr Parasitismus. Sitzgsber. Ges. Naturw. Marburg 1907. S. 79.
24. — Postembryonale Entwicklungsgeschichte der Unioniden. Zool. Jahrb. Abt. Morphologie. Bd. XXVIII. 1909. S. 325.
25. J. Hazay, Die Molluskenfauna von Budapest. Malakozool. Blätter. Neue Folge. Bd. III. 1881. S. 1 und Bd. IV. 1881. S. 43.
26. K. Herbers, Entwicklungsgeschichte von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVIII. 1913. S. 1.
27. R. Hertwig, Lehrbuch der Zoologie. Jena 1910.
28. Th. v. Hessling, Die Perlmuscheln und ihre Perlen. Leipzig 1859.
29. — Über die Befruchtung der Flußperlmuschel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. X. 1860. S. 359.
30. F. Heynemann, Einige Bemerkungen über die Veränderlichkeit der Molluskenschalen und Verwandtes. Bericht über die Senckenberg. Naturf. Ges. in Frankfurt (Main). 1869/70. S. 113.
31. E. Home, The Croonian Lecture for 1826 (on the propogation of the common oyster, and the large freshwater muscle). Philos. Transactions of the Royal Soc. of London. 1827. Part I. S. 39.
32. H. v. Ihering, Zur Morphologie der Niere der sog. »Mollusken«. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX. 1877. S. 583.
33. — Zur Kenntnis der Eibildung bei den Muscheln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX. 1877. S. 1.
34. W. Israel, Biologie der europäischen Süßwassermuscheln. Stuttgart 1913.
35. L. Jacobson, Undersögelser til naemere oplysning af den herskende Mening om Dammuslingernes Fremarling og udvikling. Bidrag til Blod.-Dyr Anat. og Phys. I. Kjobenhavn 1828.
36. G. Johnstone, Einleitung in die Konchyliologie. Stuttgart 1853. S. 379.
37. F. Keber, De Spermatozoorum introitu in ovula. Königsberg 1853.
38. — Mikroskopische Untersuchungen über die Porosität der Körper. Nebst einer Abhandlung über den Eintritt der Samenzellen in das Ei. Königsberg 1854.
39. — Zur Controverse über die Befruchtung des Flußmuschel-Eies. Arch. f. Anat. u. Physiol. von Reichert und du Bois-Reymond. Jahrg. 1869. S. 284.

40. J. P. Kirtland, Über die sexuellen Charaktere der Najaden. (Auszug aus Sillimans American Journal of Science and Arts. Vol. XXVI. July 1834. S. 117.) Arch. f. Naturgesch. von Aug. Wiegmann. 2. Jahrg. Bd. I. Berlin 1836. S. 236.

41. W. Kobelt, Catalog der im europäischen Faunengebiet lebenden Binnenconchylien. Cassel 1871. S. 70.

42. J. T. Koelreuter, Observationes Anatomico-Physiolog. Mytili Cygnei L. ovaria concernentes. Nov. Act. Acad. Petropolit. A. VI. 1788. S. 207.

43. A. Lacaze-Duthiers, Recherches sur les organes génitaux des Acéphales Lamellibranches. Ann. des Sc. nat. 4. Série. Zoologie. Bd. II. Paris 1854. S. 155.

44. — Observations sur l'hermaphrodisme des Anodontes. Extraits d'une lettre adressée par M. van Beneden. Ann. des Sc. nat. 4. Série. Zoologie. Bd. IV. Paris 1855. S. 381.

45. — Mémoire sur l'organe de Bojanus des Acéphales Lamellibranches. Ann. des Sc. nat. 4. Série. Zoologie. Bd. III. Paris 1855. S. 267.

46. A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 1900.

47. E. Ray Lankester, A treatise on Zoology. Part V. Mollusca by P. Pelseneer. London 1906.

48. A. Leeuwenhoek, Continuatio arcanorum naturae detectorum. Lugduni Batavorum 1722. epist. 95 (a. d. Jahr 1695). S. 16.

49. R. Leuckart, Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere. Braunschweig 1848.

50. M. Lister, Conchyliorum Bivalvium utriusque aquae exercitatio anatomica tertia. Londoni 1696.

51. C. G. Mangili, Nuove ricerche zootomiche sopra alcune specie di Conchiglie Bivalvi. Milano 1804.

52. E. von Martens, Untersuchung der Anodonten. Nachrichtsblatt d. deutschen malakozool. Ges. Frankfurt (Main). 3. Jahrg. 1871. S. 138.

53. — Die Weich- und Schaltiere. Leipzig und Prag 1883.

54. S. Meisenheimer, Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas im Verhältnis zu den übrigen Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX. 1901. S. 417.

55. Mery, Remarques faites sur la Moule des étangs (Anodonta). Hist. de l'Ac. royale des Sc. 1701. Paris.

56. A. C. Neumann, De Anodontarum et Unionum Oviductu. Inaug.-Diss. Königsberg 1827.

57. M. Neuwyler, Die Generationsorgane von Unio und Anodonta. Neue Denkschrift d. allg. Schweiz. Ges. Neuchatel. 1842. Bd. VI. S. 1.

58. — Über die Generationsorgane von Unio et Anodonta. Isis. Jahrg. 1841. S. 218. (Vorl. Mitt.)

59. F. C. Noll, Unsre Flußmuscheln (Najaden). Ihre Entwicklung und ihre Beziehungen zur übrigen Tierwelt. Ber. über die Senckenberg. Naturf. Ges. in Frankfurt (Main). 1869/70. S. 33.

60. Dr. Oken, Über die Eyergänge der Muscheln. Göttinger Gelehrten Anzeigen. Stück 148. 15. Sept. 1806.

61. A. C. Ortmann, The Classification of the European Najades. The Nautilus 1911. S. 5 und S. 20.
62. — Notes upon the Families and Genera of the Najades. Annales of the Carnegie Museum. Vol. VII. Nr. 2. 1912. S. 222.
63. Parker and Haswell, A Text-Book of Zoology. Vol. I. London 1897.
64. P. Pelseneer, L'Hermaphroditisme chez les Lamellibranches. Verh. des 8. intern. Zool.-Kongr. zu Graz. 15.—20. Aug. 1910. Jena 1912.
65. C. Pfeiffer, Naturgeschichte deutscher Land- und Süßwasser-Mollusken. Weimar 1821.
66. X. S. Poli, Testacea utriusque Siciliae. Paris 1791—1795.
67. M. Poupart, Remarques sur les coquillages à deux coquilles, et premièrement sur les Moules. Hist. de l'Acad. royale des sc. Paris 1706. S. 51.
68. M. Prévost, Note sur la génération des moulettes. Nouv. Bull. des Sc. par la Soc. philom. de Paris. 1825. S. 78.
69. — Über die Erzeugung der Muscheln. Frorieps Notizen. Bd. XI. 1825. S. 57.
70. — De la génération chez les Moules des peintres (Myae Pictorum). Mém. de la Soc. de Phys. et d'hist. nat. de Genève. Bd. III. Teil 1. 1825. S. 121.
71. R. Rassbach, Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. Heft 3. 1912. S. 363.
72. S. Rathke, Om Dam-Muslingen. Skrifter af Naturhistoric-Selskabet. 4de Bind. 1ste Hefte. S. 139. Kjobenhavn 1797.
73. E. A. Rossmässler, Iconographie der Land- und Süßwasser-Mollusken. I.—VI. Heft. Dresden und Leipzig 1863.
74. C. Schierholz, Über Entwicklung der Unioniden. Denkschr. d. kaiserl. Akad. d. Wiss. Bd. LV. Wien 1889. S. 183.
75. — Zur Entwicklungsgeschichte der Teich- und Flußmuschel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXI. 1878. S. 482.
76. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902. S. 540.
77. J. S. Schröter, Die Geschichte der Flußconchylien. Halle 1779.
78. C. Th. von Siebold, Über die Sexualität der Muschelthiere. Wiegmann's Arch. f. Naturg. 3. Jahrg. Bd. I. 1837. S. 51.
79. — Über den Unterschied der Schalenbildung der männlichen und weiblichen Anodonten. Wiegmann's Arch. f. Naturg. 3. Jahrg. Bd. I. 1837. S. 415.
80. — Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Thiere. (3. Die Spermatozoen der Bivalven.) Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1837. S. 381.
81. H. Stauffacher, Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea L. Inaug.-Diss. in Zürich. Jena 1893.
82. P. Stepanoff, Über die Geschlechtsorgane und die Entwicklung von Cyclas. Arch. f. Naturgesch. 31. Jahrg. Bd. I. 1865. S. 1.
83. F. Swammerdamm, Bibel der Natur. Leipzig 1752. S. 82.
84. G. R. Treviranus, Über die Zeugungstheile und die Fortpflanzung der Mollusken. Zeitschr. f. Physiologie. Bd. I. Heft 1. 1824. S. 1.

85. G. R. Treviranus, Nachtrag zu den Bemerkungen über die Fortpflanzung der Anodonten im ersten Bande der Zeitschrift für die Physiol. S. 36. Zeitschr. f. Physiol. Bd. III. 1829. S. 153.

86. F. F. Unger, Anatomisch-physiologische Untersuchung über die Teichmuschel. Wien 1827.

87. Vogt und Yung, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. I. Braunschweig 1888—1894.

88. R. Wagner, Lehrbuch der Zootomie (= 2. Aufl. des »Lehrb. der vergl. Anat.«) 2. Theil = Anatomie der wirbellosen Thiere. Leipzig 1847. S. 490.

89. H. E. Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea Lam. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. 1885. S. 562.

Lebenslauf.

Ich, Heinrich Weisensee, wurde geboren am 9. März 1892 zu Frankfurt a. M. Meine Konfession ist die evangelisch-lutherische, der Staat, dem ich angehöre, ist Preußen. Nach neunjährigem Besuch der Klinger-Oberrealschule meiner Vaterstadt erhielt ich Ostern 1910 das Zeugnis der Reife. Zum Studium der Mathematik und Naturwissenschaften besuchte ich von Ostern 1910 bis Ostern 1912 die Universität Marburg, ging dann zur Universität München, von wo ich Herbst 1912 nach Marburg zurückkehrte. Am hiesigen zoologischen Institut fertigte ich die beifolgende, als Dissertation eingereichte Arbeit an und bestand am 6. Juni 1914 die mündliche Doktorprüfung. Anfang August legte ich die Staatsprüfung ab. Zu Beginn des Krieges trat ich als Kriegsfreiwilliger ein und wurde im Lauf des Krieges zum Leutnant der Res. im 111. Inf.-Regt. befördert.

Meine akademischen Lehrer waren: v. Aster, Bock, Bornhausen, v. Dalwigk, Diels, Feussner, v. Goebel, Hamann, Harms, Hensel, Jaensch, Jenner, Jensen, Korschelt, A. Meyer, Misch, Natorp, Rade, Richarz, Schücking, F. A. Schulze, Take, Wölfflin.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.